© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus.

Von

W. Karawaiew,

Assistent am zoologischen Laboratorium der St. Wladimir-Universität zu Kiew.

Mit Tafel IX-XII und 15 Figuren im Text.

Wie C. RENGEL in seiner unlängst erschienenen Arbeit (96) richtig bemerkt, »sind die Untersuchungen über die inneren Vorgänge, welche sich während der Metamorphose der holometabolen Insekten abspielen, nur bei den Dipteren zu einem einigermaßen befriedigenden Abschluss geführt worden. Wenn auch einzelne Formen der Hymenopteren, Lepidopteren und Coleopteren untersucht worden sind, so stehen diese doch nie im Vordergrunde der Untersuchung, sondern werden von den Autoren nur gelegentlich als Vergleichsobjekte herangezogen«.

Die angeführten Worte RENGEL's haben ihre Gültigkeit auch heute noch nicht verloren. Dank der schönen Untersuchung des genannten Autors sind wir gegenwärtig über die Metamorphose des Darmepithels eines Vertreters der Coleopteren, nämlich Tenebrio, gut unterrichtet, leider bleiben aber die Veränderungen der übrigen Organe des genannten Käfers noch unbekannt.

Es war schon dem alten SWAMMERDAM, vor mehr als 200 Jahren, bekannt, dass sich bei den Insekten während der Metamorphose in den inneren Organen tiefgreifende Veränderungen abspielen. So bemerkt er in seiner »Bijbel der Natuure« bezüglich der Biene, dass während der Metamorphose derselben eine Periode existirt, in der sämmtliche Lebenserscheinungen (Bewegungen) aufhören, dass dabei eine bedeutende Umarbeitung der Organe, ein Zerfall der einen und Entwicklung neuer eintritt; von ihm wurde auch die Zerstörung des Fettkörpers und der Muskeln der Larve vor ihrem Verpuppen beob-

Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. LXIV. Bd.

achtet<sup>1</sup>. Selbstverständlich konnte zu dieser Zeit der Kindheit des Mikroskopes, zu der Zeit, als man von der Zelle noch keine Ahnung hatte, von einer näheren Untersuchung der Vorgänge keine Rede sein, wir müssen aber die scharfe Beobachtungsfähigkeit und den Geist SWAMMERDAM's desto mehr bewundern, da er die Vorgänge bei fast unmittelbarer Untersuchung, vielleicht mit Hilfe primitivster Vergrößerungsgläser konstatiren konnte.

Obschon das Vorhandensein einer inneren Metamorphose bei den Insekten schon vor so langer Zeit erkannt worden ist, beginnt die eigentliche Erforschung der dabei stattfindenden Veränderungen erst mit der grundlegenden Abhandlung A. WEISMANN'S (64) über die nachembryonale Entwicklung von Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria, welche im Jahre 1864 erschien, und welche, wie RENGEL richtig bemerkt, »das solide Fundament aller späteren Forschungen über die innere Metamorphose der Insekten bildet«.

Die Untersuchungen vor WEISMANN haben geringe Bedeutung.

Die technischen Hilfsmittel, deren sich WEISMANN zu jener Zeit bedienen konnte, waren zu ungenügend, um die histologischen Vorgänge während der Metamorphose zu erklären. Während des Zerfalls der inneren Organe beobachtete er bei den Museiden eine große Anzahl körniger Kugeln, welche er Körnchenkugeln nannte; ihre Entstehung und ihre Rolle blieben ihm räthselhaft; er vermuthete die Körnchenkugeln nehmen vielleicht Antheil am Wiederaufbau der zerfallenen Organe. Obschon aber WEISMANN nicht im Stande war die histologischen Vorgänge zu erklären, hat er die inneren anatomischen Veränderungen, wie die späteren Untersuchungen gezeigt haben, im Wesentlichen richtig erkannt. Außerdem gelang es ihm im Großen und Ganzen auch die komplicirten äußeren Körperveränderungen klarzulegen, obschon er in einigen diesbezüglichen Fragen zu falschen Ansichten gelangte.

WEISMANN'S Untersuchungen der Muscidenmetamorphose haben gezeigt, dass die dabei stattfindenden Umwälzungen erstaunlich tiefgreifend sind. Zwei Jahre später veröffentlichte derselbe Forscher eine ähnliche Arbeit über die Metamorphose von Corethra plumicornis (66), die zu einer anderen großen Unterordnung der Dipteren, zu den

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Nach ULJANIN (72). In meiner »vorläufigen Mittheilung« (97) sage ich, dass WEISMANN der Erste war, welcher die Metamorphose des Muskelsystems (bei den Fliegen) konstatirte. Die Beobachtungen SWAMMERDAM's waren mir damals noch nicht bekannt, und ich erfuhr über sie nur aus der Arbeit ULJANIN'S. Das Werk SWAMMERDAM's war mir unzugänglich.

Mücken, gehört. Im Gegensatz zu den Musciden zeigte es sich, dass bei Corethra die Veränderungen während der Metamorphose äußerst geringe sind. WEISMANN meinte sogar, dass die äußeren und inneren Veränderungen bei dieser Mücke sich nur auf Auswachsen und Schrumpfen gewisser Organtheile beziehen, später konstatirte aber KOWALEWSKY eine Ablösung und Regeneration des Mitteldarmepithels auch bei Corethra.

Die histologischen Processe, welche sich während der Metamorphose der Insekten abspielen, sind in den Hauptzügen von den russischen Forschern GANIN und KOWALEWSKY erklärt worden.

GANIN (76) war der Erste, welcher Schnitte gefärbter Larven untersuchte und sich also der Anfänge der modernen Technik bediente. Seine Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf Anthomyia rufipes, zum Vergleich untersuchte er aber auch einige Stadien anderer Insekten, nämlich von den Dipteren: Sarcophaga carnaria, Musca domestica, Scatophaga, Eristalis und Stratiomys; von den Lepidopteren: Lithocolletis populifoliella; von den Hymenopteren: Myrmica und von den Coleopteren: Chrysomela und Tenebrio. Von den Vergleichsinsekten wurde größtentheils nur die Entwicklung der Extremitäten und des Darmkanals berücksichtigt. Bezüglich des letzteren kommt er zur Ansicht, dass die Metamorphose desselben im Allgemeinen bei allen von ihm untersuchten holometabolen Insekten eben so wie bei den Musciden vor sich geht. GANIN's Verdienst bezüglich der Untersuchung der Darmmetamorphose ist die Feststellung, dass der Darm der Imago sich aus gewissen Theilen des larvalen Darmes entwickelt, welche ihre Lebensfrische erhalten, und auf deren Kosten sich die zerfallenden Theile regeneriren.

Die Rolle der Körnchenkugeln, welche auch GANIN beobachtete, und welche beim Zerfall der Muskulatur und des Fettkörpers auftreten, blieb noch unklar wie früher.

»Weit ab von dem Orte der Entstehung dieser wichtigen Frage«, sagt RENGEL, »fiel ihre Entscheidung.« Sie wurde durch METSCHNI-KOFF's Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei Wirbellosen (Cölenteraten und Echinodermen)<sup>1</sup> und über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere<sup>2</sup> gelöst. METSCHNIKOFF's Ergebnisse waren folgende: Die amöboiden Bindegewebszellen, sowie die amöboiden Lymph- und Blutkörperchen, kurz alle wandernden Mesoderm-

 $25^{*}$ 

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. V. 1884.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Biologisches Centralblatt. Bd. III. 1884.

zellen, sind im Stande, Nahrung aufzunehmen und zu verdauen (Phagoeyten). Diese Funktion zeigt sich überall auch da, wo es sich darum handelt, in den Organismus eingedrungene Fremdkörper oder überflüssig gewordene Organe desselben Organismus zu beseitigen. Er beobachtete z. B. bei Larven von Synapta, dass die Phagocyten sich vor Beginn der eigentlichen Verwandlung bei dem abzubrechenden Organe ansammeln, dass sie dann die dem Untergange geweihten Larvenorgane zerstückeln, die Bruchstücke in sich aufnehmen und verdauen. Genau derselbe Vorgang spielt sich während der Atrophie des Schwanzes der Batrachierlarven ab.«

»Nach dieser hervorragenden Entdeckung METSCHNIKOFF's gelang es nun bald KOWALEWSKY (87) ähnliche Verhältnisse auch bei der postembryonalen Entwicklung der Insekten nachzuweisen. Die WEIS-MANN'schen Körnchenkugeln erwiesen sich kurz gesagt als vollgefressene Phagocyten.«

KOWALEWSKY hat gezeigt, dass bei den Muscidenlarven die Phagocyten gewisse verfallende Abschnitte des Vorder- und Hinterdarmes, der Speicheldrüsen, des Hypoderms, Zellen des Fettkörpers, das Muskelsystem, dabei auch die Darmmuskeln, verzehren. Bei der Zerstörung der Muskeln ist es am besten zu beobachten, wie sie einzelne Stücke (Sarkolyten) der kontraktilen Substanz und die Kerne in sich aufnehmen und verdauen. »Der Process im Körper der Muscidenpuppe ist gerade ein solcher, als ob parasitäre Amöben dort wirthschafteten, nur mit dem Unterschiede, dass diese Amöben das Verdaute der Leibesflüssigkeit oder den sich entwickelnden Organen übergeben<sup>1</sup>.«

KOWALEWSKY bestätigte im Allgemeinen die Beobachtungen GANIN's bezüglich der Muscidenmetamorphose und führte sie weiter. Die Abschnitte embryonalen Gewebes, auf deren Kosten sich die Organe regeneriren, bezeichnet er als Imaginalscheiben.

Fast gleichzeitig mit der Arbeit KOWALEWSKY's erschien die Arbeit VAN REES' über die Metamorphose von Musca vomitoria (89). Er untersuchte ziemlich eingehend die äußeren Körperveränderungen. Den Angaben KOWALEWSKY's, die er fast alle bestätigt, fügt er sehr wenig hinzu.

Wie aus dem bis jetzt Gesagten zu sehen ist, haben die Untersuchungen, welche ausführlich nur die Musciden behandelten, gezeigt, welch' eine wichtige Rolle bei deren Metamorphose die Phagocytose

<sup>1</sup> a. a. O. p. 555.

spielt. Es ist nicht wunderlich, dass man die an den Musciden gewonnenen Resultate theoretisch auch auf andere holometabole Insekten übertrug und vermuthete — die; Phagocytose spiele auch bei ihnen eine gewisse, keineswegs geringe Rolle beim Untergang der Organe<sup>1</sup>. Indessen hat die kleine Arbeit KOROTNEFF'S (92) über die Muskelmetamorphose bei Tinea gezeigt, wie solche Voraussetzungen unrichtig sind. Namentlich ist der genannte Forscher zur Überzeugung gekommen, dass bei der Metamorphose der Motte die Phagocyten im Allgemeinen gar keine Rolle spielen, dass die der Histolyse unterliegenden Organtheile im Gegentheil selbständig auf chemischem Wege zu Grunde gehen. Diesen chemischen Modus der Abolition ohne Phagocyten stellt er der Abolition mit Thätigkeit der Phagocyten gegenüber, welche er als mechanische bezeichnet und welche bei den Musciden so scharf ausgeprägt ist.

Über die Ursachen der einen oder der anderen Weise des Unterganges degenerirender Organe und deren Theile werden wir noch am Schlusse der Arbeit zu sprechen Gelegenheit haben.

Was speciell die Metamorphose des Muskelsystems bei der Motte betrifft, so ist es KOROTNEFF gelungen nicht nur die Histolyse, sondern auch dessen Histogenese, dessen Wiederaufbau zu ermitteln; dabei hat er festgestellt, dass die Myoblasten der definitiven Muskeln unzweifelhaft von den Myoblasten der larvalen Muskeln abstammen.

Vor kurzer Zeit erschien eine große Monographie über Musca vomitoria von LOWNE (90), welche eine Neubearbeitung und Erweiterung der älteren Untersuchung desselben Autors (70) darstellt. Während des Niederschreibens dieser Zeilen ist sie mir noch nicht zugänglich. Nach den Citaten, die RENGEL aus dieser Arbeit anführt, scheinen mir einige der Befunde LOWNE's sehr einer Bestätigung zu bedürfen.

Um meine kurze allgemeine Übersicht der Untersuchungen der Insektenmetamorphose zu beendigen, muss ich noch der Arbeit RENGEL's über die Metamorphose des Darmepithels bei Tenebrio, auf welche ich oben schon mehrmals hinwies, gedenken. Der genannte Autor untersuchte bei Tenebrio molitor eingehend die Metamorphose des Mitteldarmepithels; den entsprechenden Vorgängen im Vorder- und Hinterdarm schenkte er seine Aufmerksamkeit nur gelegentlich. Außer Tenebrio wurden zum Vergleich einige Stadien anderer Käfer untersucht, nämlich: Tribolium ferrugineum, Hydrophilus piceus, Cetonia

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Siehe z. B. KORSCHELT und HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. 1890. p. 859.

aurata und Crioceris lilii. Das Princip der Metamorphose des Mitteldarmepithels ist bei Tenebrio eigentlich dasselbe wie bei den übrigen bis jetzt in dieser Hinsicht untersuchten Insekten, der Vorgang ist. aber komplicirter, indem die zerstreuten epithelialen Imaginalinseln durch die Membrana propria durchbrechen und sich unter der Muscularis weiter entwickeln. »Die betrachteten Präparate« der Vergleichskäfer »lassen es als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass die Regeneration des Mitteldarmes bei ihnen eben so vor sich geht, wie bei Tenebrio molitor.«

Die Metamorphose der übrigen Organe von Tenebrio untersuchte RENGEL nicht; er beobachtete aber niemals Phagocytose und vermuthet, dass Tenebrio in dieser Hinsicht mit Tinea (KOROTNEFF) Ähnlichkeit hat.

In der angeführten allgemeinen Übersicht der Forschungen im Gebiet der inneren Metamorphose der Insekten habe ich in kurzen Worten nur die bedeutendsten diesbezüglichen Arbeiten besprochen, meiner Arbeit füge ich aber am Schlusse ein möglichst vollständiges Verzeichnis der diesbezüglichen Litteratur bei, welches mit der grundlegenden Abhandlung WEISMANN's anfängt. Einige Arbeiten habe ich in der allgemeinen Übersicht nicht erwähnt, bei der Darstellung der Resultate meiner eigenen Untersuchungen werde ich aber Gelegenheit haben ihrer zu gedenken; dabei werde ich auch ausführlicher einige Resultate solcher Arbeiten behandeln, auf welche ich nur kurz hinwies. Im Litteraturverzeichnis befinden sich einige ältere Arbeiten, die gegenwärtig nur ein historisches Interesse darbieten; ich habe sie der Vollständigkeit halber doch angeführt.

Bevor ich zur Darstellung der Resultate meiner eigenen Untersuchungen übergehe, will ich noch ausführlich die keineswegs zahlreichen Angaben besprechen, welche wir gegenwärtig über die nachembryonale Entwicklung der Ameisen besitzen.

Die erste Arbeit in chronologischer Reihe ist die bekannte Abhandlung GANIN's, deren Hauptresultate ich schon in der allgemeinen Übersicht aus einander setzte. Zum Vergleich mit der Muscidenmetamorphose untersuchte GANIN in den allgemeinen Zügen neben anderen Vergleichsinsekten die Entwicklung der Beine und Flügel und die Veränderungen des Mitteldarmes von Myrmica<sup>1</sup>. Die Entwicklung des ektodermalen Antheils der erstgenannten Organe hat GANIN richtig erkannt, seine Vorstellungen von dem Ursprung

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Siehe die nächstfolgende Anmerkung.

des mesodermalen Antheils derselben sind aber ganz falsch. Seine Darstellung dieses Vorganges (in Übersetzung) ist folgende: ».... Die imaginalen Brustscheiben der genannten Insekten<sup>1</sup> entwickeln sich ähnlich wie bei Corethra, Chironomus, Miastor und der Biene nicht in der Leibeshöhle, sondern direkt auf der Bauchfläche der Haut der drei ersten hinter dem Kopfe folgenden Segmente. Aus diesen Scheiben entwickeln sich nur die Extremitäten der Brustsegmente der Imago (Beine, Flügel<sup>2</sup>), mit allen ihren Geweben. Anfänglich stellt jede Scheibe eine ovale Verdickung des Ektoderms der Larvenhaut dar, welche mit ihrer langen Achse perpendikulär zur langen Achse des Körpers liegt. Im hinteren Theile der ovalen Scheibe entsteht eine längliche mondförmige Einsenkung von außen nach innen und die ganze Scheibe nimmt desshalb das Aussehen eines nicht sehr tiefen Säckchens an. Die vordere Hälfte der sackförmigen Scheibe verdickt sich stark, verwandelt sich in einen Hügel, eine Kuppel - diese Verdickung ist die Anlage des ganzen künftigen Beines der Imago. Die hintere Hälfte der Scheibe, wo die Einsenkung zum Vorschein kam, differenzirt sich in einen das Bein von außen bekleidenden Sack, welcher eine ganz provisorische Bedeutung hat. ..... Der bekleidende Sack senkt sich sammt der Extremität ins Innere der Leibeshöhle der Larve und nimmt den Raum unter den Larvenmuskeln ein; aber in einer Stelle des Sackes befindet sich eine runde, sich später vergrößernde Öffnung, durch welche der Sack nach außen mündet<sup>3</sup>.«

GANIN'S Darstellung des Ursprunges des Mesoderms der Extremitätenanlagen bei Myrmica ist etwas widersprechend, doch rührt der Widerspruch scheinbar von einem ungenauen Ausdrucke her. Wir sahen schon oben, dass nach GANIN's Worten aus den Imaginal-

<sup>3</sup> l. c. p. 41.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Der Titel des entsprechenden Kapitels lautet: »Imaginale Scheiben der Ameise, Myrmica«. Wie auch im Titel des zweiten Kapitels (über den Darmkanal), so auch in allen übrigen Stellen ist das Wort »Ameise« von »Myrmica« durch ein Komma getrennt. Im eitirten Text steht der Plural (»Insekten«), so dass man vermuthen könnte, unter »Ameise« wäre eine andere Gattung, nicht Myrmica, verstanden (Formica?). RENGEL nühert sich dieser letzteren Ansicht (l. c. p. 2), mir bleibt diese Frage doch zweifelhaft, da alle Abbildungen sich nur auf Myrmica beziehen. Eigentlich bietet aber die Lösung dieser Frage wenig Interesse dar, da die Entwicklung der betreffenden wichtigen Organe, so weit ich auf Grund meiner eigenen Untersuchungen urtheilen kann, wahrscheinlich bei allen Ameisen, jedenfalls aber bei dem größten Theil derselben, die gleiche ist.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> GANIN'S Worte.

scheiben der Brust, welche verdickte Stellen des Hypoderms darstellen, sich die Extremitäten »mit allen ihren Geweben« entwickeln sollen; man muss also von ihnen auch das Mesoderm der Extremitätenanlagen ableiten. Im Folgenden erklärt er die Entstehung des letzteren anders, seine Vermuthung ist aber sehr phantastisch und mit den gegenwärtigen theoretischen Auffassungen ganz unvereinbar. Seine Worte darüber sind folgende: »Sehr früh, zu der Zeit als die Scheibe noch eine ovale kleine Verdickung des Ektoderms aus einer Reihe hoher cylindrischer Zellen darstellt, nähern sich an die innere Fläche der Scheibe und verschmelzen mit derselben ein kurzes Nervenstämmchen und ein dünnes langes Trachealröhrchen. An der Innenfläche der Imaginalscheibe, in Folge des Wucherns des Nervenneurilemms und der veritonealen Membran des Trachealstämmchens entsteht eine dünne Schicht Mesoderms, anfänglich aus zusammengeflossenen Zellen, welche sich später in gesonderte, durch alle Merkmale der Mesodermzellen sich charakterisirende Elemente auflösen.«

Eine solche Ansicht über den Ursprung des Extremitätenmesoderms kann ihre Erklärung nur in der Unvollkommenheit der damaligen Untersuchungsmethoden finden.

Die weitere Entwicklung der Imaginalscheibe schildert GANIN mit folgenden Worten: »Der Theil der Scheibe, welcher sich aus dem Ektoderm der Larve entwickelt hat, verwandelt sich, indem er sich mehr und mehr verdickt, in das charakteristische mehrschichtige Epithel, welches dem in der Scheibe der Musciden ähnlich ist. Die kuppelförmige Verdickung der Scheibe, die Anlage der Extremität, vergrößert sich, verwandelt sich in einen konischen, später cylindrischen Auswuchs mit einer inneren Höhle; diese Höhle, die Anlage der Höhle des Imagobeines, steht in unmittelbarer Verbindung mit der Leibeshöhle der Larve; in der Nähe dieser Öffnung beobachtet man die Enden des Trachealstämmchens und des Nerven. In die Beinhöhle treten Massen wandernder Mesodermzellen ein.....«

Aus der weiteren Darstellung GANIN's greifen wir nur die Hauptzüge heraus: ».... Der größte Theil des die Scheibe bekleidenden Sackes ist dünn geworden, obschon er noch aus einer Reihe deutlicher, platter, großer Zellen, mit sich vermehrenden Kernen besteht.« Die Extremitätenanlage, welche sich durch zwei Einschnürungen in drei primäre Abschnitte zertheilt, »streckt sich mit dem sie bekleidenden Sacke nach außen; der Sack verliert zu dieser Zeit schon seine zellige Struktur, bleibt aber noch lange als ein dünnes strukturloses Häutchen auf der Oberfläche des Beines.«

Die Angaben über die folgenden Veränderungen des Beines bieten für uns kein Interesse.

Specielles über die Flügelentwicklung bei den Ameisen giebt GANIN nicht an.

Ich gehe zu GANIN'S Darstellung der Metamorphose des Mitteldarmes von Myrmica über, welche er im Wesentlichen richtig erkannt hat und bei welcher er viele charakteristische Einzelheiten beobachtet hat. Er bemerkt, dass der von ihm bei Anthomyia rufipes beobachtete Modus der Metamorphose des Darmkanals im Allgemeinen auch für Myrmica Geltung hat. Seine Schilderung bezieht sich nur auf den Mitteldarm von Myrmica; ich führe sie in wörtlicher Übersetzung an:

»Bei den Larven der Ameise, Myrmica, ähnlich wie bei den Bienenlarven, endet der Mitteldarm am Hinterende blind..... Die zweite interessante Thatsache bezieht sich auf das Vorhandensein einer besonderen vielschichtigen Cyste im Mitteldarm der Larven dieser Insekten. Dieser sonderbare Inhalt des Mitteldarmes der Larve nimmt fast seine ganze Höhle ein und besteht aus zahlreichen koncentrisch auf einander liegenden dicken Chitinkapseln; bisweilen kann man bis auf ein Dutzend solcher Kapseln zählen, wobei viele von ihnen nicht ganz koncentrisch herumgehen und sich nur an der einen oder der anderen Seite des ganzen Gebildes befinden; im Allgemeinen ist die Zahl der Schichten der Cyste unbeständig. Zwei Wände des Proventriculus erstrecken sich ziemlich weit ins Innere des Mitteldarmes und berühren den Vorderrand der Cyste; auf der äußeren Wand der Falte liegt die Fortsetzung der Cyste als ein dünnes Chitinrohr. Die innere Höhle der geschichteten Cyste ist von einer schwarzbraunen Masse und einer Flüssigkeit erfüllt, in welcher außerdem einige orangenfarbige Fetttropfen verschiedener Größe schwimmen. Dieser ganze wunderbare Inhalt des Mitteldarmes ist scheinbar nichts Anderes als der Rest des ernährenden Dotters noch aus der embryonalen Entwicklungsperiode, welcher nach außen noch nicht ausgeworfen ist, denn der Mitteldarm endet blind; auf der Oberfläche dieser Reste hat sich in Folge der Ausscheidung der Epithelialzellen des Mitteldarmes eine vielschichtige Cyste gebildet. Es unterliegt keinem Zweifel die Thatsache, dass von der letzten Hautung, vor der Einpuppung, eine Verbindung des Mittel- und Hinterdarmes mit einander entsteht und dass die mehrschichtige Cyste in ihrem unveränderten Zustande hinausgeworfen wird; ich beobachtete mehrmals das Heraustreten der Cyste nach außen und ihre

Anwesenheit an der Analöffnung. Nach dem Herauswerfen der Cyste, nach einer kleinen Pause, entsteht wieder eine Kontraktion der Muskeln des Mitteldarmes und durch die Analöffnung tritt ein ziemlich langes, weißes, darmförmiges Band heraus, welches aus einer halbflüssigen Masse besteht: bei einer näheren Betrachtung zeigt es sich, dass dieses Band hauptsächlich aus großen Fetttröpfchen besteht, welche denen der Fettzellen derselben Larve ähnlich sind, aus dunklen Körnchen und einer großen Anzahl kolossaler blasenförmiger Kerne; der größere Theil der Kerne — im Zustand leerer Blasen, welche ihren protoplasmatischen Inhalt ganz verloren haben; andere Kerne — mit einer kleinen Quantität feinkörnigen Inhaltes. Es ist unzweifelhaft, dass der ganze herausgeworfene Inhalt von den Epithelialzellen des Mitteldarmes der Larve abstammt.«

»Der größte Theil der Epithelialzellen des larvalen Mitteldarmes fließt wahrscheinlich zusammen, sondert sich von seiner Wand ab, gelangt in die Darmhöhle und wird ausgeworfen. Die Struktur des Protoplasmas des größten Theils der Epithelialzellen des Mitteldarmes sowohl wie ihrer großen Kerne im Moment vor dem Herauswerfen der Cyste nach außen, ist auffallend der Struktur des fetten halbflüssigen Darmes ähnlich, welcher von der Larve nach außen gleich nach der herausgeworfenen Cyste ausgeschieden wird. Aus anderen, verhältnismäßig weniger zahlreichen Epithelialzellen des Mitteldarmes wird wahrscheinlich nur der dunkle fette Inhalt herausgepresst; diese dagebliebenen und durchsichtiger gewordenen Epithelialzellen fangen an, ähnlich wie vor der Neuentwicklung des Epithels bei den Musciden, sich mittels gewöhnlicher Theilung zu vermehren und geben den Ursprung eines ganz neuen embryonalen Epithelialgewebes; die Zellen des neuen Epithels sind vielmals kleiner, mit einer kleinen Anzahl dunkler Fettkörnchen. Wenn ich die Struktur der Wand des larvalen Mitteldarmes bald nach dem Herauswerfen des fetten weißen Bandes durchmusterte, fand ich immer schon eine dünne ununterbrochene Schicht neuen Epithelialgewebes, welches in allen Beziehungen sich von dem alten Epithel unterschied. Noch vor dem Abwerfen der larvalen Haut verwandeln sich die runden Embryonalzellen des Epithels in platte vieleckige, welche sich später während der zweiten Periode der Nachembryonalentwicklung nach und nach histologisch differenziren. In der Höhle des Mitteldarmes des sich entwickelnden Insektes finden wir nichts, was dem gelben Darme in der Cyste, wie z. B. bei den Musciden, ähnlich wäre; sie ist von einer hellen röthlichen Flüssigkeit, bis zum Herauskriechen der

Imago, erfüllt. Auf der Außenfläche der Epithelialschicht entwickelt sich auch eine dünne Schicht embryonalen Gewebes des Mesoderms, aus welchem die muskulöse Schicht des Mitteldarmes aufs Neue erbaut wird.«

Die zweite Arbeit, auf welche ich hinweisen muss, sind DEWITZ' Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Gliedmaßenbildung bei den Insekten (78); der beträchtlichste Theil dieser Untersuchung ist der Extremitäten- und Flügelentwicklung bei den Ameisen gewidmet, so weit dieselbe vermittels äußerer Besichtigung und einfachen Herauspräparirens ermittelt werden kann.

Den GANIN'schen Angaben fügt er Wesentliches nicht bei.

Es bleibt uns noch eine dritte und letzte Arbeit über die nachembryonale Entwicklung der Ameisen zu besprechen, nämlich die vorläufige Mittheilung<sup>1</sup> von NASSONOW (86) über die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus. Der genannte Autor giebt uns eine kurze Darstellung der äußeren Körperveränderung von Lasius und einige Angaben über die Metamorphose des Mitteldarmes und der MALPIGHI'schen Gefäße. Ich gebe im Folgenden seine Befunde wieder, so weit sie die von GANIN vervollständigen.

NASSONOW fängt mit der Darstellung der Kopfveränderung an und giebt eine kurze Beschreibung des Kopfes und dessen Bewaffnung bei einer jungen Larve. Der Kopf ist im Verhältnis zur Körpergröße klein und ist gewöhnlich etwas nach unten gekrümmt. »Vorn befindet sich die Mundöffnung, umringt von Anhängen folgender Gestalt: Die Oberlippe hat das Aussehen einer vorn zweigespaltenen Platte. Die oberen Maxillen<sup>2</sup> haben eine breite Basis und enden vorn mit einem Zahn. Die Unterlippe und die unteren Maxillen haben die Gestalt dreier Wärzchen mit Dörnchen. An der Basis der Unterlippe befindet sich die Öffnung der kokonbildenden Drüse.«

der Unterlippe befindet sich die Öffnung der kokonbildenden Drüse.« Das Kopfhypoderm der Imago ist nach Nassonow unzweifelhaft eine Neubildung. »Schon nach einigen Tagen nach dem Herausschlüpfen der Larve aus dem Ei bemerkt man zu den Seiten des Oberschlundganglions zwei Falten mit einer verbreiterten Basis. Sie umgeben von den Seiten und von hinten das Kopfgehirn, fließen mit ihren Basen in einander und geben die Grundlage für den Scheitelund Nackentheil der Hirnschale der Ameise. Etwas mehr vorn entwickeln sich noch zwei Falten mit Hügelchen auf ihrem Grunde.

<sup>2</sup> Mandibeln.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Die ausführliche Arbeit ist nicht erschienen.

Wie die vorderen, so fließen auch die hinteren Kopffalten zusammen und bilden den ganzen oberen und die seitlichen Theile der Hirnschale, aus den Hügelchen aber entwickeln sich die Antennen. Zu derselben Zeit und auch mittels Faltenbildung erscheinen die Mundanhänge der Imago. Dabei erscheint seine ganze Kopfanlage unter der Haut der Larve verborgen, und liegt im Inneren des Kopfes und des ersten Brustsegmentes der letzteren.«

Bei der weiteren Entwicklung kommt auf den Antennen eine Andeutung einer Gliederung zum Vorschein und die Oberlippe verkürzt sich. Bei der Umbildung der letzteren während des Überganges in das Puppenstadium versetzt sich das zweigetheilte Vorderende nach hinten und bildet zwei Hügelchen auf der oberen Fläche der Oberlippe. »Diese Hügelchen, welche den Eindruck rudimentärer Taster machen, fallen während der Häutung, beim Übergang der Puppe in die Imago, ab. Die Anlage der Unterlippe erscheint auch vorn wie zweigetheilt, aber aus ihren vorderen Auswüchsen entwickeln sich die Taster der Unterlippe der Puppe.« Zu derselben Zeit treten auch Veränderungen in der Form der Mandibeln und Maxillen auf.

Während der oben erwähnten Veränderungen verkürzt sich die Kopffalte und die Kopfanlage wird von außen durch den alten sie bedeckenden Chitinüberzug sichtbar.

Ich erlaube mir die sich auf dieses Stadium beziehende Abbildung NASSONOW'S (Textfig. 1), sowie noch die dreier auf einander folgender Stadien (Textfig. 2, 3 und 4) aus seiner Arbeit hier wiederzugeben. Es scheint mir zweckmäßig zu sein die Kopien dieser instruktiven Abbildungen hier anzuführen, um die Beschreibung verständlicher zu machen und die Möglichkeit zu bekommen, später auf diese Abbildungen hinzuweisen. Ich glaube auch nicht, dass die in einer russischen Zeitschrift gedruckte Arbeit NASSONOW's im Auslande Vielen zugänglich ist.

NASSONOW weist darauf hin, dass die Brust der Imago sich aus vier larvalen Segmenten bildet, da bei Lasius, wie bekanntlich bei vielen Hymenopteren, mit dem letzten der drei echten Brustsegmente das erste Abdominalsegment verschmilzt. Nur der untere Theil der Brust der Imago, aus welchem die Beine herauswachsen, ist als eine Neubildung anzusehen.

Weiter giebt NASSONOW Abbildungen von Längsschnitten durch drei auf einander folgende Stadien der Beinentwicklung, welche die Veränderung des ektodermalen Theiles des Beines veranschaulichen,

aber wenig Neues beifügen; das jüngste der drei abgebildeten Stadien ist schon ziemlich weit in der Entwicklung fortgeschritten.

Das larvale Hypoderm des Abdomens geht unmittelbar in das der Imago über.

»Die genitalen Anhänge entwickeln sich bekanntlich aus Hautfalten der letzten Segmente. Was die genitalen Anhänge der Weibchen betrifft, so sind meine Beobachtungen über ihre Entwicklung aus drei Paar Anlagen im Allgemeinen mit denen KRAEPELIN's überein-



Textfig. 1, 2, 3, 4.

Äußere Ansicht von vier auf einander folgenden Entwicklungsstadien von 💍 Lasius flavus (Kopien nach Nassonow).

Fig. 1. Junges Puppenstadium; die Larve ist durch die alte Chitinhaut sichtbar. Fig. 2. Älteres Puppenstadium; Abwerfen der alten Chitinhaut. Fig. 3. Fertige Puppe. Fig. 4. Puppe während der Verwandlung in die Imago.

o, Auge; at, Antennen; mx, Maxillen; p<sup>1</sup>-p<sup>3</sup>, I. bis III. Beinpaar; al<sup>1</sup>, al<sup>2</sup>, I. und H. Flügelpaar; ap, äußere Genitalanhänge; 1-8, Abdominalsegmente.

stimmend. Die Genitalanhänge des Männchens entwickeln sich aus drei Paar Anlagen, welche sich auf den drei letzten Körpersegmenten der Larve befinden. Aus einem Paar entwickeln sich die basalen Platten des Begattungsapparates und der Ausführungskanal der Geschlechtsorgane, aus dem anderen die Anhänge des Begattungsapparates, und aus dem dritten die Taster, welche vor der Analöffnung des Männchens liegen....«

Anfänglich liegt die junge Larve in der alten Chitinhaut (Textfigur 1). Die Puppe entwickelt sich weiter und bald platzt die alte Chitinhaut auf dem Rücken in der Brustgegend (Textfig. 2). Wie

aus der folgenden Textfig. 3 zu sehen ist, repräsentirt die vollständig entwickelte Puppe das ausgebildete Insekt nur in den groben Zügen. »Die, so zu sagen, detaillirte Ausarbeitung der Körperform der ausgewachsenen Ameise beginnt während des Puppenlebens....« (Textfigur 4).

Damit beendigen wir NASSONOW'S Darstellung der äußeren Körperveränderung von Lasius und gehen zum Darmkanal über. Wie ich schon oben bemerkte, betreffen die diesbezüglichen Beobachtungen des genannten Autors nur die Metamorphose des Mitteldarmepithels und der MALPIGHI'schen Gefäße, oder richtiger gesagt, den Untergang und Neuaufbau der letzteren, da, wie wir es sehen werden, bei den Ameisen die neuen MALPIGHI'schen Gefäße mit den alten nichts zu thun haben.

NASSONOW fängt mit einer kurz gehaltenen Charakteristik des Darmkanals einer jungen Larve an, wobei er bemerkt, dass der Mitteldarm blind endigt. »In dem erweiterten Abschnitte (Mitteldarm) befindet sich die Cyste mit Nahrungsresten. Das Epithel dieses Abschnittes besteht aus kubischen Zellen, unter welchen sich im Anfang des Larvenlebens kleine Zellchen mit Auswüchsen befinden, welche in einer nicht ununterbrochenen Schicht vertheilt sind. Die Kerne der kubischen Zellen sind etwas abgeplattet und liegen näher nach außen, nämlich in dem Theil, wo das Plasma mehr grobkörnig ist.«

»Der hintere Abschnitt des Darmkanals (Hinterdarm) zerfällt in zwei Abtheilungen. Vom After geht ein dünnes Rohr aus, welches mit platten Epithelzellen ausgekleidet ist; hinter diesem Rohr liegt eine kleine blind endigende Abtheilung, mit hohen cylindrischen Zellen ausgekleidet. Innen ist der Hinterdarm mit einer dünnen Chitinschicht ausgekleidet.«

»Nach der Bildung des Kokons fangen die kleinen Zellen der blinden erweiterten Abtheilung des vorderen Darmabschnittes (Mitteldarm) an sich nach und nach zu vermehren, werden größer im Volumen und bilden allmählich eine ununterbrochene Zellschicht. Die kubischen Zellen fangen zu dieser Zeit an im Volumen kleiner zu werden, werden mehr platt und stoßen sich in das Darmlumen ab.«

Die Vereinigung der Darmlumina des Mittel- und Hinterdarmes entsteht nach NASSONOW in der Weise, dass das Vorderende des Hinterdarmes sich allmählich dem Hinterende des Mitteldarmes nähert. dieselben an der Berührungsstelle verwachsen und in der Verwachsungsstelle ein Durchbruch entsteht. Nachdem somit der Darmkanal ein ununterbrochenes Rohr bildet, wird die Cyste sammt Nahrungsresten

durch den After ausgeworfen. Während des Puppenlebens formiren sich nun die definitiven Darmabtheilungen.

»Die alten MALPIGHI'schen Gefäße der Larve atrophiren und aus dem hinteren Abschnitt, an der Stelle seiner Vereinigung mit dem vorderen (vorderer Abschnitt des Hinterdarmes, hinter den lardem vorderen (vorderer Absennitt des Hinterdarmes, hinter den lar-valen Malpighi'schen Gefäßen) entwickeln sich, als Ausstülpungen seiner Wände, die neuen Malpighi'schen Gefäße des ausgewachsenen Insektes. Unmittelbar vor der Verpuppung giebt es eine Zeit, wo mit den larvalen Malpighi'schen Gefäßen, welche in den vorderen erweiterten Abschnitt des Darmkanals münden, auch die Harngefäße existiren, welche von den Wänden des hinteren Abschnittes abgehen.«

»Somit stellen die Malpighi'schen Gefäße des ausgewachsenen

Insektes ein neugebildetes Organ dar.« Das oben Mitgetheilte ist Alles, was bisher über die nachembryo-nale Entwicklung der Ameisen bekannt ist und damit werden wir unsere historische Übersicht beenden.

Die vorliegende Untersuchung betrifft fast ausschließlich Lasius flavus, es wurden aber gelegentlich auch einige Stadien anderer Ameisen (andere Lasius-Arten, Camponotus, Formica) untersucht. Überall beobachtete ich ganz dieselben Vorgänge. Alle Angaben, wo nicht speciell auf eine gewisse Art hinge-wiesen ist, beziehen sich überall auf Lasius flavus.

Als Material dienten mir Q-Larven, die, wegen ihrer beträchtlicheren Größe und der dementsprechenden verhältnismäßigen Größe ihrer Elemente, den  $\neg \neg$  und Arbeitern gegenüber für die Unter-suchung große Vorzüge darbieten. Die Larven wurden direkt aus dem Ameisenhaufen zu verschiedenen Zeiten der Entwicklungsperiode während des Frühlings und Anfangs des Sommers herausgenommen. Da man in einem und demselben Haufen gewöhnlich Larven finden kann, die nicht ganz demselben Entwicklungsstadium angehören und da in verschiedenen Haufen zu derselben Zeit sich Larven im Allgeda in verschiedenen Haufen zu derseiben Zeit sich Larven im Ange-meinen auch nicht ganz desselben Alters befinden, so ist es möglich sich auf diese Weise eine ziemlich vollständige Reihe von Übergangs-stadien herzustellen. Obschon es aber möglich ist, habe ich 'doch manche rasch vorübergehende Stadien versäumt. Viel zweckmäßiger muss es daher sein, die Ameisen in entsprechenden Räumen im Zimmer zu halten, wie es LUBBOCK und Andere für andere Zwecke thun, wobei es viel leichter sein soll die Entwicklung der Larven zu überwachen.

Jetzt möchte ich wohl diese Methode gebrauchen, die Arbeit ist aber schon zu weit gediehen um bis zum neuen Frühling zu warten und die Untersuchung wieder fast von Anfang zu beginnen. Ich ziehe es somit vor die Arbeit in dem gegenwärtigen Zustande zu veröffentlichen.

Fixirt wurde immer mittels heißen Wassers mit nachträglichem Nachwirken mittels verschiedener Fixirungsflüssigkeiten. Die Larven wurden mit Hilfe von Chloroform- oder Ätherdämpfen betäubt, manchmal aber auch direkt in auf ca. 80° erwärmtes Wasser auf einige Sekunden eingelegt, wobei sie, um das Schwimmen auf der Oberfläche des Wassers zu verhindern, mittels eines Spatels in die Tiefe eingesenkt wurden. Die Larven länger als wenige Sekunden im heißen Wasser zu belassen ist nicht zweckmäßig, da sich dabei in der Leibeshöhlenflüssigkeit leicht Dampfvacuolen bilden, welche die freien Elemente derselben und die Nachbarorgane aus einander drängen, so dass Zerrbilder entstehen. Die Anwendung der hohen Temperatur für die Fixirung der Insektenlarven, welcher sich auch andere Forscher der inneren Insektenmetamorphose, wie van Rees und RENGEL bedienten, bietet die größten Vortheile der direkten Wirkung gewöhnlicher kalter Fixirungsflüssigkeiten gegenüber, denn alle Gewebe werden momentan abgetödtet und, was besonders wichtig ist, es behalten die freien Elemente der Leibeshöhlenflüssigkeit, wegen der Koagulation derselben, ihre Lage. Die äußere Chitincuticula der Larven, besonders der älteren, bietet dem Durchdringen der gebräuchlichen Fixirungsflüssigkeiten so große Hindernisse dar, dass das direkte Anwenden kalter Flüssigkeiten gar nicht zu gebrauchen ist; die Flüssigkeiten dringen so langsam ein, dass die Gewebe Zeit haben sich zu verändern, bevor sie fixirt werden; in denselben, sowohl wie auch in der Leibeshöhlenflüssigkeit, resp. dem Blute, entstehen körnige Niederschläge. Die Larven vor der direkten Fixirung mittels kalter Fixirungsflüssigkeiten aufzuschneiden ist auch nicht rathsam, denn das Aufschneiden wirkt auf die inneren Organe sehr störend; besonders gilt das von den jungen Larven, bei denen innen ein ziemlich großer Druck statt hat; beim Aufschneiden solcher Larven tritt ihr Inhalt stark heraus, wobei selbstverständlich auch die Lage der innen bleibenden Organe und Organtheile gestört wird. - Nach der Einwirkung hoher Temperatur legte ich also die Ameisenlarven in kalte Fixirungsflüssigkeiten ein; dieselben direkt heiß anzuwenden, anstatt heißen Wassers, kann keinen Vortheil darbieten, da dabei an das rasche Eindringen der Flüssigkeiten gar nicht zu denken ist, und da hier das einzig Wirkende nur die Tempe-

ratur ist. Das Aufschneiden der im heißen Wasser koagulirten Larven ist schon eine andere Sache, und ich benutzte es öfters, besonders für ältere Larven. Der Inhalt tritt dabei nicht heraus, da die Leibeshöhlenflüssigkeit und die Gewebe koagulirt sind. Bei jungen Larven ist das Aufschneiden unnöthig, da bei der Zartheit ihrer Cuticula die Fixirungsflüssigkeiten rascher hineindringen. Ältere Larven, mit härterer Chitincuticula, schnitt ich gewöhnlich von der Seite auf, wobei ich mit der Schere vom Kopf, von der Brust und von dem Abdomen kleine Längsfalten abschnitt; die anliegenden Organe dieser Seite wurden gestört, die andere Seite blieb aber normal.

Als Fixirungsflüssigkeit gebrauchte ich größtentheils die verdünnte KLEINENBERG'sche, welche ich von einigen Stunden bis zu einem Tag einwirken ließ. Das gründliche Auswaschen der Pikrinsäure, mittels 70% jegem Alkohols, erforderte viel Zeit, so bei nicht aufgeschnittenen Larven einige Wochen. Außerdem gebrauchte ich Sublimat und FLEMMING'sche Flüssigkeit. Ich färbte ausschließlich Schnitte, nämlich die mit KLEINENBERG'scher Flüssigkeit bearbeiteten Larven mit Parakarmin und Hämateinalaun nach P. MAYER; letzterer Farbe verdanke ich die besten Präparate. Die mit Osmium geschwärzten Schnitte von mit FLEMMING'scher Flüssigkeit behandelten Larven entfärbte ich mittels Chlor in statu nascenti (Lösung von BERTHOLLET'S Salz + Salzsäure auf dem Paraffinofen) und färbte in gewöhnlicher Weise mit Safranin<sup>1</sup>.

Die Hauptresultate der vorliegenden Untersuchung habe ich schon in meiner »vorläufigen Mittheilung über die innere Metamorphose bei Ameisen« (97) veröffentlicht.

Es lag nicht in meiner Absicht die äußeren Körperveränderungen von Lasius ausführlich zu verfolgen, und ich werde in der nächstfolgenden Darstellung meiner diesbezüglichen Beobachtungen mich

<sup>1</sup> Die Fixirung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit und nachträgliches Färben mit Safranin habe ich für Lasius leider in geringem Maße angewandt. Wie ich in der letzten Zeit an Tenebrio-Larven konstatiren konnte, ist das ein ausgezeichnetes Verfahren für Insektenlarven; nicht minder gut ist statt Safranin Magenta. Dagegen führte die direkte Anwendung des rohen Holzessigs (v. MÄHRENTHAL) bei Tenebrio-Larven zu unbrauchbaren Resultaten, obschon ich den RENGEL'schen Angaben bezüglich Tenebrio pünktlich folgte (s. darüber die vielfach citirte Arbeit RENGEL's -Über die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio etc.« diese Zeitschrift LXII. Bd. p. 12). Vielleicht ist die Ursache meines Missgeschicks mit rohem Holzessig eine andere Zusammensetzung des russischen rohen Holzessigs im Vergleiche mit dem deutschen.

Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. LXIV. Bd.

damit beschränken die Hauptzüge derselben anzudeuten. Im Großen und Ganzen stimmen meine Beobachtungen mit denen Nassonow's überein. Wie wir aus der Schilderung der Befunde dieses Autors gesehen haben, sind die äußeren Körperveränderungen von Lasius wenig eingreifend und bieten daher keine großen Besonderheiten dar.

Die junge milchweiße Larve von Lasius ist madenförmig, mit einem zugespitzten Vorderende und etwas gegen das Hinterende verdicktem Körper. Bei fixirten Larven ist das Hinterende ein wenig, das Vorder- resp. Kopfende stark gegen die Bauchseite gekrümmt, so dass die Form des Medianschnittes sehr der Klinge eines Gartenmessers gleicht. Der Kopfabschnitt ist vom ersten Brustsegmente ziemlich scharf durch eine Ringfalte abgegrenzt und trägt zwei Paar kurzer chitinbewaffneter Mundwerkzeuge (Mandibeln und Maxillen); von oben und von unten wird die Mundöffnung von je einer Lippe bedeckt. Die Zahl der Segmente, den Kopfabschnitt für ein einziges Segment gerechnet, ist 14, die Zahl der Abdominalsegmente also 10.

Die soeben beschriebene Larve bleibt nur sehr kurze Zeit beinlos; schon bei Arbeiterlarven von einer Länge von 1,5 mm<sup>1</sup> bemerkt man Anlagen von Beinen. Fast gleichzeitig mit den Beinanlagen treten bei den Q-Larven auch die der Flügel und die der Genitalanhänge auf.

Die Beinentwicklung bei Lasius ist der bei Corethra (WEIS-MANN) ähnlich, indem die sich oberflächlich aus dem Ektoderm entwickelnden Anlagen, von der peripodalen Membran umhüllt, sich ganz allmählich unter die Körperoberfläche senken und der peripodale Raum mittels ganz deutlicher Öffnung nach außen mündet.

Wie ich soeben bemerkte, habe ich leider die jüngsten Stadien der Beinentwicklung bei den Q-Larven versäumt; statt dessen werden wir hier eine ziemlich frühe Beinanlage einer Arbeiterlarve von Lasius betrachten. Selbstverständlich können wir in der Entwicklung der Beine bei den Q Q und Arbeitern keinen Unterschied vermuthen.

Wir untersuchen die genannte jüngste Beinanlage einer Arbeiterlarve, die ich besitze, auf einem Längsschnitte. Denselben repräsentirt die beigefügte Textfig. 5, welche so orientirt ist, dass das Vorder-

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> In welchem Alter, resp. bei welcher Länge die Beinanlagen bei den  $\mathcal{Q} \mathcal{Q}$  und bei den  $\mathcal{J} \mathcal{J}$  auftreten, weiß ich nicht. Das Untersuchungsmaterial fing ich leider etwas zu spät an zu sammeln, als die Beinanlagen bei den  $\mathcal{Q}$ -Larven sich schon auf einer etwas späteren Entwicklungsstufe befanden, als ich sie bei den Arbeiterlarven beobachtete. Die  $\mathcal{J}$ -Larven habe ich überhaupt fast gar nicht untersucht.

ende normal nach oben, das Hinterende nach unten, die äußere Fläche nach rechts gekehrt ist. Wir sehen hier eine Hypodermverdickung (p), welche nach hinten zu immer dicker wird und von innen plötzlich in eine dünne, der hinteren Fläche des verdickten Theiles anliegende Schicht (pm) übergeht; nachdem diese Schicht den verdickten Theil eine kleine Strecke in der Richtung nach vorn umhüllt, kehrt sie plötzlich um und wird zum oberflächlichen Hypo-

derm (hy). Der verdickte Hypodermtheil (p) ist die imaginale Hypodermanlage des Beines, oder dessen hypodermale Imaginalscheibe und die Schicht (pm)van REES' peripodale Membran.

Die Zellen der Imaginalscheibe unterscheiden sich von den Zellen des oberflächlichen thorakalen Hypoderms; während die letzteren annähernd isodiametrisch sind und große gerundete Kerne enthalten, sind die ersteren spindelförmig, mit Kernen einer ähnlichen Form; die Zellen der Imaginalscheibe sind gedrängt und scheinen mehrschichtig zu liegen.



Obschon das beschriebene Entwicklungsstadium nicht die allererste Andeutung der Beinanlage darstellt, können wir wohl daran nicht zweifeln, dass alle diese zusammenhängenden Schichten dem Hypoderm gehören, und dass die imaginale Beinanlage aus demselben in Folge einer Einsenkung entstanden ist.

Der nach hinten und außen gerichtete Theil der Imaginalscheibe bildet einen Zipfel, dem auf der Innenfläche eine schwache Einsenkung entspricht; der letzteren liegt ein Haufen indifferenter mesodermaler Zellen (m) an, von welchen noch im Folgenden die Rede sein wird.

Bei der weiteren Entwicklung stülpt sich die innere Einsenkung der Beinanlage, welche auf dem beschriebenen Stadium kaum angedeutet war, mehr nach außen hinaus (s. die Abbildungen von NASSO-NOW), wobei sie ihre Kontinuität mit der allgemeinen Leibeshöhle behält. Die mesodermalen Zellen des Häufchens (m) der vorigen Abbildung wandern in die Beinhöhle hinein, wobei sich zu ihnen vielleicht noch andere Wanderzellen aus der Leibeshöhle gesellen, und differenziren sich allmählich in Muskelzellen.

Die Textfig. 6 stellt uns die Ansicht eines Längsschnittes durch eine im Vergleich mit Fig. 5 viel weiter in ihrer Entwicklung fortgeschrittenen Beinanlage dar, die schon einer Q-Larve von Lasius gehört. Die Abbildung ist eben so wie die vorige orientirt. Die

hypodermale Anlage des Beines (p) ist viel größer geworden und ist parallel der Oberfläche des entsprechenden Thorakalringes nach hinten gerichtet; das Hypoderm derselben erscheint dick und mehrschichtig und erhält tiefe Querfalten; im Grunde der Einsenkung geht das Hypoderm der Beinanlage in eine dicke basale Platte über, welche sich von außen bis zum oberflächlichen Thorakalhypoderm erstreckt, und welche mit der Beinanlage die gemeinschaftliche imagi-



nale Scheibe bildet; von innen geht sie in die dünne peripodale Membran (pm), mit weit von einander liegenden Kernen, über; die letztere hat sich von der Imaginalscheibe weit entfernt, so dass ein geräumiger peripodaler Raum (pr) zu Stande kommt; der Eingang in denselben ist ziemlich klein. Die Mehrzahl der in die Beinhöhle eingewanderten mesodermalen Zellen hat schon eine spindelförmige Gestalt angenommen und wandelt sich in Muskelzellen um.

Bei der späteren Ausstülpung des Beines, welche vielleicht in Folge eines großen Druckes der Leibeshöhlenflüssigkeit, resp. des Blutes, stattfindet, habe ich auf der

Oberfläche keine Reste der peripodalen Membran bemerkt, wesshalb ich vermuthe, sie ziehe sich dabei allmählich zusammen. Irgend welche phagocytäre Processe waren dabei nicht zu bemerken.

Die weitere Entwicklung des Beines verfolgte ich nicht.

Wenn ich GANIN recht verstehe, so tritt nach ihm bei der Ausstülpung des Beines bei den Ameisen ein Theil der peripodalen Membran nach außen heraus, wobei sie das Bein umhüllt; sie soll ihre »zellige Struktur verlieren, bleibt aber noch lange als ein dünnes, strukturloses Häutchen auf der Oberfläche des Beines«. Wie es aus meiner Schilderung zu sehen ist, habe ich ein solches Heraustreten der peripodalen Membran nicht gesehen.

Wie ich schon mehrmals darauf hinwies, ist die früheste Beinentwicklung bei den Ameisen sehr der bei Corethra ähnlich; viel komplicirteren Entwicklungsvorgängen begegnen wir aber bekanntlich bei den Musciden. Obschon hier die Beinanlagen (und Flügelanlagen) principiell eben so wie bei Corethra und den Ameisen entstehen, so erscheint doch »bei den Musciden die ganze Imaginalanlage weit

ins Innere des Körpers verlegt, die peripodale Höhle erscheint ge-schlossen und die peripodale Membran steht bloß vermittels eines zarten, fadenförmigen Stieles mit der Hypodermis in Verbindung. Diese Verbindungsstränge, welche bereits von DEWITZ gekannt und ihrer Bedeutung nach vollkommen richtig aufgefasst worden waren, zeigen in ihrem Inneren, wie van REES, welcher diese Bil-dungen neuerdings genauer studirte, nachwies, ein feines Lumen. Wenngleich die erste Entwicklung der Imaginalscheiben im Embryo der Musciden noch immer unbekannt ist, so werden wir doch nicht irre gehen, wenn wir sie, eben so wie die Imaginalscheiben von Corethra, auf Hypodermiseinstülpungen zurückführen. Wir müssen dann die erwähnte stielähnliche Verbindung als den langausgezogenen Hals dieser Einstülpung betrachten<sup>1</sup>«.

Jetzt wenden wir uns zur Frage nach der Herkunft des Häufchens mesodermaler Zellen, welches auf der Innenfläche der Imaginal-scheibe der Beinanlagen erscheint. Ähnliche Ansammlungen mesodermaler Zellen sehen wir bei Lasius auch an der Innenfläche der Imaginalscheiben der Genitalanhänge, von denen noch die Rede sein wird, wie auch an den Anlagen der Kopfextremitäten, so dass wir zur Frage nach der allgemeinen Herkunft der Mesodermanlagen der Imaginalscheiben gelangen.

Die älteren Autoren waren geneigt das Mesoderm der Imaginalscheiben der Insektenlarven vom Ektoderm derselben durch eine Art Delamination abstammen zu lassen; dabei ließen sie dasselbe außer den thorakalen auch die abdominalen Scheiben liefern.

Dieser Auffassung hat sich im Allgemeinen auch GANIN angeschlossen, speciell von der Entstehung des Mesoderms an den imaginalen Beinscheiben der Ameisen sagt er aber, wie wir es schon in der geschichtlichen Einleitung gesehen haben, dass es von dem Neu-rilemm eines anliegenden Nerven und von der peritonealen Membran eines trachealen Stammes abstamme.

Der allgemeinen GANIN'schen Auffassung, nämlich der Ableitung des Mesoderms von den Imaginalscheiben, hat sich auch VIALLANES (82), aber nur theilweise, angeschlossen, indem er der Meinung ist, »dass in einigen bestimmten Fällen das Mesoderm der Scheiben sich auf Kosten von im Inneren des Körpers zerstreuten embryonalen Zellen (Blutkörperchen oder anderen) entwickle«<sup>2</sup>.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> KORSCHELT und HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. 1890. Specieller Theil p. 865. <sup>2</sup> l. c. p. 214, Concl. 2 (Übersetzung des Citats nach van REES).

Von den neueren Forschern hält sich VAN REES zu der alten Auffassung, nämlich der Abspaltung des Mesoderms vom Ektoderm der Imaginalscheiben, dagegen leitet KOWALEWSKI (87) den mesodermalen Antheil der Imaginalscheiben von embryonalen Zellen des Mesoderms ab, welche in der Körperhöhlenflüssigkeit zerstreut sind. Er findet unter dem Hypoderm der Larve zerstreute Wanderzellen, welche von den Leukocyten im Aussehen verschieden sind und die Elemente darstellen, von denen die Bildung des mesodermalen Theiles der Imaginalscheiben ausgeht.

Seine eigenen Worte darüber sind wie folgt:

»Ich habe dieser Frage viel Aufmerksamkeit geschenkt, kann aber die Beobachtungen der beiden genannten Forscher<sup>1</sup> nicht bestätigen. Dieses Mesoderm<sup>2</sup> entsteht immer ganz unabhängig von den Zellen der Scheibe und von seiner ersten Erscheinung an ist es scharf von derselben geschieden; ich war Anfangs geneigt eine Entstehung desselben von den Kernen der Körnchenkugeln anzunehmen, aber die Zellen haben einen ganz anderen Habitus und erinnern an echte embryonale Zellen; so bleibt mir nichts übrig als dasselbe von den kleinen Wanderzellen abzuleiten, welche ich öfters unter der Hypodermis beobachtete; diese Zellen sammeln sich wohl hier an den Punkten des schnellen Wachsthums der Haut; in der Art kann die kleine Anhäufung entstehen und später sich weiter entwickeln<sup>3</sup>.«

Was meine eigenen Untersuchungen betrifft, so muss ich mich nach alledem, was ich bei Lasius gesehen habe, der Ansicht von KOWALEWSKY anschließen. Die Zellen, welche man an der Innenfläche der Imaginalscheiben beobachtet, sind vom ersten Erscheinen an von denselben schroff abgesondert und haben ein ganz anderes Aussehen, als die hypodermalen Zellen der Imaginalscheibe; dagegen gleichen sie vollständig den freien Mesodermzellen, welche in der Leibeshöhlenflüssigkeit umherwandern. Die letzteren sind sehr kleine rundliche Zellen, welche noch ganz indifferent sind und daher noch nicht Leukocyten genannt werden können. Bei jungen Lasius-Larven ist die Zahl der freien wandernden Mesodermzellen noch ziemlich gering und man kann vermuthen, dass die sich an die Imaginalscheiben anheftenden Zellen sich nach ihrer Anheftung vermehren. Wenn ich Theilungsvorgänge nicht beobachtete, so hängt das wahrscheinlich von der Kleinheit der betreffenden Gebilde ab.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> GANIN und VIALLANES.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Das Mesoderm der Imaginalscheibe.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> l. c. p. 584-585.

Die drei Paar genitaler Anhänge des Weibchens erscheinen am 11., 12. und 13. Segmente in Form ganz extremitätenähnlicher Anlagen, mit dem Unterschiede, dass die der peripodalen entsprechende Membran ziemlich dickwandig erscheint und dass das den Eingang in die Höhle umgebende Hypoderm auf eine kleine Strecke, besonders vorn, verdickt ist; anders gesagt, bildet die Anlage des Genitalanhanges mit dem umgebenden oberflächlichen Hypoderm von Anfang an eine gemeinschaftliche imaginale Scheibe. Der Ansammlung mesodermaler Wanderzellen an der Innenfläche der Imaginalscheiben der Genitalanhänge haben wir schon gedacht. Die Frage nach der morphologischen Auffassung der Genitalanhänge lasse ich bei Seite. Ihre weitere Entwicklung verfolgte ich nicht. Nach der Besprechung der Entstehung der mesodermalen Anlagen der Imaginalscheiben sagt KOWALEWSKY ferner: »Bei Durchmusterung einer großen Zahl von horizontalen Längsschnitten habe

Nach der Besprechung der Entstehung der mesodermalen Anlagen der Imaginalscheiben sagt KOWALEWSKY ferner: »Bei Durchmusterung einer großen Zahl von horizontalen Längsschnitten habe ich ..... Anhäufungen von Mesodermzellen fast in jedem abdominalen Segmente gefunden. Diese Anhäufungen traf ich aber immer ziemlich spät, gewöhnlich erst zu der Zeit der Ansammlung der Mesodermzellen unter den Imaginalscheiben, dann aber auch ziemlich deutlich. Das Auffinden dieser Anhäufungen, welche jedem Segmente entsprechen, lässt mich voraussetzen, dass im Körper der Larve auch imaginale Anlagen des Mesoderms bestehen, welche aber so zart und indifferent sind, dass wir mit unseren groben Methoden der Untersuchung dieselben nicht auffinden können<sup>1</sup>.«

Solche Ansammlungen mesodermaler Zellen habe ich bei Lasius nicht beobachtet.

Die Flügelanlagen oder die imaginalen Scheiben derselben entwickeln sich zu den Seiten der entsprechenden Thoraxsegmente, der Bauchseite genähert (s. Fig. 9 der Arbeit NASSONOW'S). Sie entwickeln sich aus verdickten hypodermalen Falten, welche sich, ähnlich den Extremitätenanlagen, unter die Oberfläche des Thorax senken; dabei werden sie, wie die Beinanlagen, von einer zelligen Membran umhüllt, welche die direkte Fortsetzung des äußeren Hypoderms darstellt und in Folge einer Faltenbildung entsteht; der Eingang in die Höhle, welche die Flügelanlage umgiebt, ist viel umfangreicher als bei den Beinanlagen. Alle diese Beziehungen sehen wir auf der beigefügten Textfig. 7, welche einem Querschnitt durch eine junge Q-Larve entnommen ist und die Flügelanlage bei

<sup>1</sup> l. c. p. 586.

schwacher Vergrößerung darstellt; die Abbildung ist so orientirt. dass das obere Ende zur Rückenseite gerichtet ist und umgekehrt; die linke Seite der Abbildung entspricht der äußeren Oberfläche der Larve. Die Flügelanlage Fl stellt einen dicken platten Wulst dar, welcher, mit seiner flachen Seite der Oberfläche der Larve parallel liegend, zur Bauchseite gerichtet ist. Die Innenflächen der beiden Hälften der Hypodermfalte, welche die Flügelanlage bildet, liegen



Textfig. 7.

dicht an einander, so dass keine Höhle zu Stande kommt. Dennoch ist die Grenze der beiden Faltenhälften durch eine scharfe Linie gekennzeichnet. Wie ich schon bemerkt habe, sind die Hypodermschichten der Flügelanlage sehr dick; die Zellgrenzen sind verwischt und im gemeinschaftlichen Protoplasma sieht man eine große Menge ovaler Kerne, die zur Oberfläche der Anlage mehr oder weniger senkrecht orientirt sind.

Bei der weiteren Entwicklung des Flügels stülpt sich seine Imaginalscheibe aus der Höhle heraus, wobei die Hypodermfalte sich ausgleicht.

Wir gehen jetzt zur kurzen Darstellung der Entwicklung des Kopfes der Imago über.

Wir sahen oben, dass sich einige Angaben darüber schon in der vorläufigen Mittheilung von NASSONOW befinden.

Bei der Entwicklung des Kopfes kommt es zur Anlage einer Kopffalte, dieselbe ist

aber viel schwächer entwickelt, als bei den Musciden. Während bei den letzteren die Mundwerkzeuge und Antennen der Imago sich in der Wand eines besonderen Sackes anlegen, welcher außerdem noch von einer mächtigen Ringfalte überragt wird, bleiben bei Lasius die imaginalen Anlagen derselben von Anfang an frei am Vorderende der Larve während der ganzen Umbildung des Kopfabschnittes; nur ihre Basis wird eine gewisse Zeit von der Kopffalte umhüllt. Bei Lasius entwickelt sich hauptsächlich der Rückenabschnitt der Kopffalte.

Zur Erläuterung dieser Verhältnisse betrachten wir eine Reihe halbschematischer Querschnitte durch das Vorderende einer jungen Q-Larve mit mäßig entwickelter Kopffalte, bald nach der Bildung des

Kokons. Wir betrachten ein Stadium, welches etwas jünger ist als das bei NASSONOW in einer Seitenansicht abgebildete (p. 7, Fig. 3); obschon diese Abbildung einem etwas späteren Stadium angehört, so wird sie uns doch beim Verständnis der ziemlich verwickelten Verhältnisse helfen. Wenn wir nun das Vorderende unserer Larve in eine Reihe von Querschnitten zerlegen, so bekommen wir auf den ersten Schnitten nur Querschnitte von Anlagen freier Mundwerkzeuge; dieselben bieten uns kein besonderes Interesse dar. Auf einem gewissen Querschnitte (7.! Querschnitt) bekommen wir zur Ansicht das Vorderende der Antennen. Wir betrachten einen der folgenden Querschnitte (Textfig. 8, 23. Querschn.), auf welchem die Verhältnisse besser zu sehen sind. Diese, sowohl wie die übrigen Abbildungen dieser Reihe, sind so orientirt, dass die nach oben gekehrte Seite der Rückenseite



Textfig. 8.



Textfig. 9.

der Larve entspricht. Wir sehen nun auf unserem Querschnitte auf der Rückenseite eine paarige Einsenkung des Hypoderms; zwischen den beiden Einsenkungen bleibt ein gewisser Theil des Hypoderms zpin der früheren oberflächlichen Lage; wir werden ihn als hypodermale Zwischenplatte bezeichnen. In den Einsenkungen des Hypoderms, welches sich hier in eine dünne membranförmige Zellschicht mit weit von einander liegenden Kernen, ganz so, wie bei den Beinanlagen<sup>1</sup>, umbildet, sehen wir die Querschnitte der wulstigen Antennen At mit dicken imaginalen Hypodermwänden und einer kleinen Höhle inmitten. Unten, auf der Bauchseite, scheint das Hypoderm sehr dickwandig zu sein, in Wirklichkeit ist es aber

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Bei den Flügelanlagen ist die entsprechende Hülle etwas dicker und die Zellen liegen dichter an einander.

weniger dick, als es auf dem Schnitt erscheint. Die scheinbare Verdickung rührt von dem Umstand her, dass die Hypodermwand in dieser Gegend sehr schief zur Schnittebene liegt. Etwas höher sehen wir zwei strangförmige Einsenkungen des Hypoderms mit Chitinleisten Chl im Inneren, welche mit dem allgemeinen alten, größtentheils vom Hypoderm abgehobenen, Chitinüberzug in Verbindung stehen; das sind die Chitinleisten des inneren Kopfskelettes. Außerdem sehen wir auf dem Querschnitte den Vorderdarm Vd und die umfangreiche Spinndrüse Sp. - Auf dem 26. Querschnitte sind die Antennen sammt deren hypodermalen Zwischenplatte zp von der Kopffalte bedekt. Wir stellen uns das Verhältnis so vor, dass die äußeren Faltenränder der beiden hypodermalen Einsenkungen x des vorigen Querschnittes (Textfig. 8) sich einander nähern und die beiden Schichten derselben so verschmelzen, dass die Höhle der einen Falte mit der der anderen in unmittelbare Verbindung kommt. Dieselben Verhältnisse sehen wir auf dem 32. Schnitte (Textfig. 9) mit dem Unterschied, dass hier der basale Theil der Antennen At getroffen ist und ihr Zusammenhang mit der dünnen Wand zu Tage tritt. Wir sehen hier auch die uns schon bekannte hypodermale Zwischenplatte zp, welche mit den mit ihr verbundenen dünnen Wänden eine pilzförmige Figur darstellt. Über die hypodermale Zwischenplatte erhebt sich die Kopffalte aus den zwei Wänden bestehend - der dünnen inneren Wand und dem dickeren äußeren Hypoderm; das letzte ist in Wirklichkeit gar nicht so dick, wie der schematische breite Ring auf der Abbildung; das Hypoderm liegt sehr schief zur Schnittfläche, wesshalb von ihm eine breite Lamelle abgeschnitten wird; das Hypoderm ist außerdem sehr geschrumpft, so dass sein Umriss auf dem Schnitte höchst bizarr erscheint, was in weniger ausgeprägter Weise auch auf Textfig. 11 zu sehen ist; da die genaue Wiedergebung einer solchen Zerrfigur das Bild nur zu verwickeln im Stande ist, so habe ich vorgezogen das äußere Hypoderm mittels eines schematischen Ringes darzustellen. In derselben Weise ist das Hypoderm auch auf Textfig. 10 dargestellt, nur mittels eines weniger breiten Ringes, was auch der Wirklichkeit entspricht. Auf Textfig. 9 sehen wir auch die Querschnitte des Vorderdarmes und der Spinndrüse<sup>1</sup>. - Textfig. 10, welche dem 37. Querschnitte entspricht, stellt uns im Wesentlichen dasselbe Bild dar, wie die vorige, mit dem Unterschied, dass außer den basalen

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Die Bezeichnungen sind auf allen Figuren dieser Reihe dieselben.

Theilen der Antennen noch der Rand der gemeinschaftlichen Imaginalscheiben der Augen und der sie umgebenden Hypodermtheile, resp. Seitentheile des imaginalen Kopfes *O* auftreten. Der Hohlraum, welcher von unten von den verschiedenen Kopftheilen und von oben von der inneren dünnen Wand der Kopffalte begrenzt wird, bekommt auf diesem Schnitt wegen des Auftretens der imaginalen Augenscheiben eine viel komplicirtere Begrenzung, als auf dem vorigen, es ist nämlich die untere Begrenzungslinie mehrfach zusammengefaltet. — Auf Textfig. 11, welche dem 41. Querschnitt entspricht, sehen wir dieselben Gebilde, nur hat der Schnitt die dicksten Theile



der imaginalen Augenscheiben etc. getroffen. Dieser Schnitt, sowohl wie mehrere vorige und folgende, treffen auch die beiden Schlundganglienpaare, dieselben haben sich aber bei der Fixirung der Larve ungleichmäßig verschoben, wesshalb ich auf ihre Abbildung verzichte. — Textfig. 12 stellt uns den 49. Querschnitt dar; wir sehen hier die Antennen nicht mehr, die Imaginalscheiben der Augen und der angrenzenden Kopftheile haben fast dasselbe Aussehen, dagegen hat die hypodermale Zwischenplatte ihre dünne Wand verloren und liegt in demselben Niveau, wie die Augenscheiben, in direktem Zusammenhange mit denselben; außerdem hat sie hier an der Innenseite einen medianen lamellenartigen Vorsprung erhalten. — Auf Textfig. 13, welche den 56. Querschnitt darstellt, sehen wir nur die Anlage der hinteren Partie des Kopfes in Form eines verdickten Hypodermtheiles; dieselbe steht in Zusammenhang mit der hypodermalen Zwischenplatte und den imaginalen Augenscheiben etc. Auf

den nächsten folgenden Querschnitten verliert sich bald die Anlage der hinteren Partie des Kopfes und zur gleichen Zeit der supracephalen Höhle gänzlich; auf dem 70. Querschnitt sind sie nicht mehr da.

Wir sahen soeben, dass die Anlagen der imaginalen Kopftheile, mit einander mittels der dünnen Zellwände verbunden, im Grunde der supracephalen Höhle eine äußerst gedrungene Lage besitzen; die imaginalen Scheiben liegen im Allgemeinen dachziegelartig, da sie aber dabei mit der dünnen Wand in unmittelbarer Verbindung stehen, so bilden sie mit derselben im Querschnitte eine komplicirte faltige Figur; anders kann es auch nicht sein, da die Anlagen der Kopftheile in dem engen supracephalen Raume, einzeln genommen, stark



Textfig. 12.

Textfig. 13.

in die Breite herauswachsen; dadurch bekommen sie das Vermögen nach dem Verschwinden der Kopffalte und der dünnen Membranen rasch einen umfangreichen Kopf zu bilden.

In dem Entwicklungsstadium, welchem die beschriebenen und abgebildeten Querschnitte gehören, ist die Kopffalte nur von der Rückenseite entwickelt, bald verbreitet sie sich aber auch auf die Bauchseite des Kopfabschnittes, wodurch eine Ringfalte entsteht; der supracephale Raum, wie wir ihn genannt haben, verwandelt sich dabei in einen circumcephalen. Obschon die Kopffalte zu einer Ringfalte wird, bleibt ihr Bauchabschnitt viel schwächer entwickelt, als der Rückenabschnitt. Einen solchen Entwicklungszustand der Kopffalte sehen wir in der Seitenansicht auf der NASSONOW'schen

Abbildung (l. c. Fig. 3), auf welche ich schon oben hinwies; einige Details sind in diese Abbildung nicht eingezeichnet. Bei der weiteren Entwicklung des imaginalen Kopfes wird die Kopffalte ausgeglichen; dabei verschwinden auch die provisorischen dünnen Zellwände der Kopfanlage, welche die Imaginalscheiben derselben vereinigten und die letzteren gehen unmittelbar in einander derselben vereinigten und die letzteren gehen unmittelbar in einander über, indem sie auf der Oberfläche des Kopfes in einer Ebene liegen. Auf welche Weise das Verschwinden der dünnen provisorischen Wände in der Kopfanlage sowohl wie des inneren Blattes der Kopf-falte, welches auch eine ähnliche Struktur hat, geschieht, konnte ich ausführlich nicht verfolgen, da ich aber später in dem Kopfhypoderm hier und da degenerirende Zellen beobachtete, so vermuthe ich, dass wenigstens ein gewisser Theil der dünnen provisorischen Wände zu Grunde geht.

Wenn wir die nur kurz angedeutete Entwicklungsweise des imaginalen Kopfes bei Lasius mit der bei den Musciden vergleichen, so sehen wir, dass der supracephale Raum des ersteren eigentlich den »Hirnanhängen« (WEISMANN) entspricht. Bei Lasius kommt es nicht zur Ausbildung eines von den »Hirnanhängen« abgesonderten Abschnittes, den WEISMAN mit dem nicht ganz glücklich gewählten Namen »Pharynx« bezeichnet hat. Während danach die frühesten Stadien der Kopfentwicklung von Lasius den ebenfalls jüngsten Stadien der Musciden unähnlich sind, zeigen sie mehr Ähnlichkeit mit den etwas späteren Stadien der letzteren; so ist das Stadium mit entwickelter ringförmiger Kopffalte von Lasius ziemlich den späteren Stadien der Muscidenentwicklung ähnlich, welche bei KORSCHELT und HEIDER (Lehrb. d. Entwicklungsgesch. etc.) auf den kombinirten Figg. 527 B und 528 A dargestellt sind, nur sind bei den Musciden auf diesen Stadien die Imaginalanlagen des Kopfes viel-schwächer entwickelt, als auf dem vergleichbaren Stadium von Lasius. Der circumcephale Raum von Lasius wird dann der Höhle der »Kopfblase« der Muscidenlarven entsprechen.

Ein ausführlicher Vergleich der Kopfentwicklung bei den Mus-ciden mit der bei den Ameisen ist zur Zeit noch nicht möglich, da einerseits die Kopfentwicklung bei den Musciden noch nicht vollständig aufgeklärt ist, andererseits meine diesbezüglichen Kenntnisse der Entwicklung bei Lasius noch sehr oberflächlich sind.

Wir sahen, dass bei der Entwicklung der imaginalen Beinan-lagen das sie umhüllende Hypoderm sich in eine dünne Wand um-bildet, welche ihren Zellcharakter behält. Diese Wand wurde von

WEISMANN mit dem Namen »Hüllmembran«, von GANIN und VIALLANES als »provisorische Membran« bezeichnet; von van REES wurde neuerdings die Bezeichnung »peripodale Membran« adoptirt. Wir sahen aber, dass sich eine ähnliche Membran nicht nur um die Beinanlagen, sondern auch um die Flügelanlagen entwickelt; ganz ähnlich sieht auch die innere Schicht der Kopffalte aus und die dünnen Wände, welche die Imaginalscheiben der Kopfanlage verbinden; hierher ist auch das Hypoderm zu rechnen, welches die Anlagen der äußeren Genitalanhänge umgiebt, obschon es nicht verdünnt erscheint. Wenn wir also für alle diese Fälle eine allgemeine Bezeichnung benutzen wollen, so ist dazu VAN REES' Bezeichnung »peripodale Membran« ungeeignet, da sie sich nur auf die Membran der Beinanlagen bezieht. WEISMANN'S Bezeichnung »Hüllmembran« kann anch nicht überall den Charakter der Membran ausdrücken, da die Membranen zwischen den imaginalen Kopfanlagen dieselben nicht einhüllen, sondern nur verbinden. Es bleibt uns noch GANIN'S und VIALLANES' Benennung »provisorische Membran« übrig und meiner Meinung nach verdient sie den Vorzug; denn wenn die Membran auch in einigen Fällen nicht zu Grunde geht und wieder zum oberflächlichen Hypoderm wird, wie das bei den Genitalanhängen und wahrscheinlich auch bei den Flügelanlagen der Fall ist, so ist sie doch überall in dem Sinne »provisorisch«, dass eine ihrer Rollen vorübergehend ist: in den einen Fällen geht sie gänzlich zu Grunde, in den anderen verändert sich ihre Lage sie wird, wie bei den äußeren Genitalanhängen zum oberflächlichen Hypoderm.

Wir sahen, dass die hypodermalen Beinanlagen von Lasius im Grunde des peripodalen Raumes, wie auch bei anderen Insekten, in eine basale Platte übergeht; dasselbe ist auch bei den Flügel- und Antennenanlagen gut ausgeprägt. Nach dem Herausstülpen der Anlagen bildet die basale Platte das dieselbe unmittelbar umgebende oberflächliche Hypoderm. Bei den Museiden, bei welchen ein großer Theil des larvalen Hypoderms von den Phagocyten aufgefressen wird, bildet das genannte Hypoderm eine der imaginalen Scheiben, auf deren Kosten das zerfallende larvale Hypoderm vollständig rekonstruirt wird. Bei den Ameisen ist es etwas anders; bei ihnen wird keine Phagocytose des Hypoderms beobachtet und wenn gewisse Zellen einiger provisorischer Membranen, oder vielleicht ganze Membranen, selbständig zu Grunde gehen, so sind die Resultate eines solchen Vorganges im Allgemeinen ganz nichtig. Außer einigen beobachteten Fällen degenerirender Hypodermzellen, welche vielleicht auf

zerfallende Zellen provisorischer Membranen zurückzuführen sind, konnte ich nirgends einen Untergang des Hypoderms konstatiren. Wenn nun danach anzunehmen ist, dass bei Lasius das larvale konnte ich nirgends einen Untergang des Hypoderms konstatiren. Wenn nun danach anzunehmen ist, dass bei Lasius das larvale Hypoderm allmählich in das der Imago übergeht, so können wir in demselben doch gewisse Bezirke unterscheiden, wo eine äußerst rege Zellvermehrung stattfindet, auf deren Kosten hauptsächlich das Wuchern des Hypoderms geschieht. Solche Hypodermbezirke sind unter Anderem die genannten Hypodermstrecken um die ausge-stülpten Bein-, Flügel-, Antennenanlagen etc., welche die Derivate der Basalplatten darstellen; anfänglich sind sie verdickt und sehen mehrschichtig aus; in das anliegende einschichtige und dünnere Hypo-derm gehen die verdickten Bezirke ganz allmählich über; später werden sie dünn und einschichtig wie das übrige Hypoderm. Aus dem Gesagten geht hervor, dass wir die beschriebenen verdickten Hypodermbezirke, die Derivate der Basalplatten, in einem gewissen Sinne als Imaginalscheiben des Hypoderms der Imago ansehen sollen; denn, obschon sie nicht das ganze Hypoderm der Imago liefern, so geschieht doch dessen Wuchern hauptsächlich auf deren Kosten. Diese Imaginalscheiben des Hypoderms, welche mit Anlagen gewisser äußerer Organe in Zusammenhang stehen, sind nicht die einzigen Imaginalscheiben. Ich habe diesem Punkte meiner Untersuchung nicht genügende Aufmerksamkeit geschenkt und bin nicht im Stande auf alle verdickten Hypodermbezirke der jungen Larve hinzuweisen, ich will aber doch bemerken, dass ich einen solchen Bezirk um die Analöffnung herum beobachtete; das Hypoderm war hier verdickt, bestand aber aus einer einzigen Schicht hoher Zellen. Bekanntlich hat hier KowALEWSKY eine hypodermale Imaginalscheibe auch bei den Musciden beobachtet. den Musciden beobachtet.

Ich bemerkte vorhin, dass bei Lasius Phagocytose des Hypoderms nicht stattfindet; dennoch beobachtete ich bei ihm einen wenig verständlichen Process, welchen es mir leider nicht gelungen ist weiter zu verfolgen und welcher damit vielleicht eine entfernte Ähnlichkeit hat. Wenn wir auf dem Stadium, auf welchem die Bein- und Flügelanlagen sich eben ausgestülpt haben, das Hypoderm in der Abdominalregion durchmustern, so bemerken wir, dass die Seitentheile desselben ein wenig verdickt sind; diese Verdickung ist aber sehr schwach und nicht überall gut zu unterscheiden. An der Innenfläche dieser Seitentheile des Hypoderms bemerken wir nun hier und da anliegende Zellengruppen. Fig. 2 stellt uns das getreue Bild des ventralen Theiles eines solchen verdickten Seitentheiles des Hypo-

derms an einem Querschnitt aus der mittleren Region des Abdomens dar. Die Abbildung ist auf der Tafel so orientirt, dass deren oberes Ende der Rückenseite der Larve entspricht und umgekehrt; die linke konvexe Fläche ist die Außenfläche; x ist die Übergangsstelle des verdickten seitlichen Hypoderms in das nicht verdickte ventrale; die Falte daneben ist das Resultat einer Schrumpfung. Wir sehen die ziemlich großen Hypodermzellen des verdickten Theiles mit schief gestellten Zellwänden, und an ihrer Innenfläche anliegende Zellengruppen (sh); in der Mitte liegt eine Gruppe aus fünf platten Zellen, oben drei Zellen und unten eine vereinzelte; die untere und die drei oberen hat der Schnitt so getroffen, dass die Kerne außerhalb der Schnittebene geblieben sind. Fig. 3 stellt einen ähnlichen Hypodermtheil dar, welcher einem anderen, unweit liegenden Querschnitt entnommen ist. Wir sehen hier an der Innenfläche wieder mehrere Zellen (sh), welche auf dem Schnitt sichelförmig erscheinen; mit ihrer konvexen Seite scheinen sie in das Hypoderm wie eingedrückt, und in Folge dessen ist unter ihnen die Hypodermschicht entsprechend verjüngt; unten sehen wir zwei vereinzelte indifferente Mesodermzellen der Leibeshöhlenflüssigkeit (me), von denen eine sich in einiger Entfernung von der Innenfläche des Hypoderms befindet, die andere sich an dieselbe (eigentlich an eine der oben erwähnten Zellen) anlegt; oben sehen wir zwei kleine platte Zellen, die wohl Mesodermzellen sind. Untersuchen wir jetzt noch das Hypoderm derselben Larve an einem Querschnitt durch die vordere Verbreitungsgrenze der uns interessirenden Zellen, also an einem Querschnitt durch den vorderen Theil des künftigen Abdomens (Fig. 1). Wir begegnen hier an der Innenfläche des Hypoderms der Zellengruppe (sh), welche zu den uns schon bekannten Zellen gehört; hier aber, an der Grenze des Verbreitungsgebietes dieser Zellen, besteht die Gruppe aus viel kleineren, jüngeren Zellen. Dieser Schnitt belehrt uns über die Herkunft der betreffenden Zellen, welche wir Subhypodermalzellen nennen werden; namentlich sehen wir nahe der Innenfläche des Hypoderms eine Reihe noch fast indifferenter Mesodermzellen (me), welche schon etwas ihre Form verändern, platt werden und sich an das Hypoderm anlegen; ganz unten sehen wir eine Gruppe aus drei ganz kleinen Mesodermzellen, die sich soeben an das Hypoderm angelegt haben und sich in die Subhypodermalzellen umwandeln; ein ähnliches Bild sehen wir auch oben, wo eine der zwei Mesodermzellen ganz platt geworden ist. Was wir schon auf Fig. 3 als Andeutungen der Ent-

stehungsweise der Subhypodermalzellen gesehen haben, ist auf Fig. 1 viel besser ausgeprägt.

viel besser ausgeprägt. Wenn wir das Hypoderm bei etwas älteren Larven untersuchen, so sehen wir eigentlich dasselbe Verhalten, nur sind die sich an das Hypoderm anschmiegenden Subhypodermalzellen bedeutend aus-gewachsen und dem entsprechend sind auch deren Gruppen viel umfangreicher geworden. Die Verbreitung der Subhypodermalzellen findet, wie früher, nur an den Seitentheilen des abdominalen Hypo-derms statt. Betrachten wir zwei Querschnitte des Hypoderms, welche zwei verschiedenen, aber nahe liegenden Querschnitten durch die abdominale Region einer etwas älteren Larve entnommen sind. Die entsprechenden Abbildungen (Fig. 4 und 5) repräsentiren nur kleine Abschnitte der hypodermalen Seitentheile. Auf Fig. 4 sehen wir zwei dem Hypoderm anliegende, noch indifferente Mesoderm-zellen (me); die Mesodermzelle (x) ist ziemlich ausgewachsen und kann daher schon Subhypodermalzelle genannt werden; ferner beobachten wir vier platte Gruppen von Subhypodermalzellen, von denen eine besonders umfangreich erscheint; dieselben zeigen alle denselben Charakter; sie sind mit einander wie zusammengepresst; ihre Ober-fläche liegt in einer Ebene, dagegen haben die Zellgrenzen eine sehr verschiedene Lage und die Zellen erhalten daher eine sehr unregelmäßige Form. Die große subhypodermale Zellengruppe hat sich stark in die Hypodermwand eingepresst, und dem entsprechend erscheint die Hypodermwand unter derselben verdünnt; Ähnliches sehen wir auch an der kleinen unteren Zellengruppe. Auf Fig. 5 sehen wir fast dasselbe, nur haben sich einzelne Subhypodermalzellen (*sh*) noch dasselbe, nur haben sich einzelne Subhypodermalzellen (sh) noch tiefer in die Hypodermwand eingesenkt; manche haben sich so der Hypodermschicht einverleibt, dass es sogar nicht leicht ist zu entscheiden, was dem Hypoderm und was den Subhypodermalzel-len, also dem Mesoderm, angehört; doch sind die Subhypodermal-zellen viel größer und gerundet; das Charakteristischste in ihnen ist das, dass sie in ihrer Form sehr selbständig sind; sie passen sich keineswegs an die hypodermalen Nachbarzellen an, umgekehrt, die Hypodermzellen passen sich an die Form der ersteren an, indem sie sich hüllenartig um dieselben umbiegen.

Die beschriebenen subhypodermalen Zellengruppen und einzelne Zellen bleiben noch eine Zeit lang an der Innenfläche des Hypoderms liegen, ohne dass irgend welche Veränderungen zu beobachten wären. Eine zusammenhängende Schicht bilden sie nicht. Später, noch ehe sich das Abdomen vom Thorax mittels der Einschnürung abgrenzt,

Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. LXIV. Bd.

erscheint das Hypoderm wieder wie Anfangs als eine einfache Schicht, ohne anhaftende Subhypodermalzellen. Dieselben trennen sich dem Anschein nach wieder ab. Leider ist es mir aber nicht geglückt diesen Vorgang direkt zu beobachten, sowohl wie das spätere Schicksal unserer Subhypodermalzellen festzustellen. Nach dem Schwinden der Subhypodermalzellen erscheint das Hypoderm überall als eine einheitliche Schicht aus gedrungenen Zellen.

Wenn wir jetzt die Frage nach der Rolle der Subhypodermalzellen beantworten wollen, so kann die Antwort zur Stunde noch wenig befriedigend sein. Wir haben gesehen, dass die Subhypodermalzellen an der Innenfläche des Hypoderms zu einer beträchtlichen Größe anwachsen; obschon ich keine Theilungsvorgänge beobachtet habe, so glaube ich doch, dass die Zellengruppen Abkömmlinge einzelner Subhypodermalzellen sind. Die Subhypodermalzellen sind jedenfalls kräftige Gebilde und, es scheint mir, es liegt die Vermuthung nahe, dass sie sich auf Kosten der hypodermalen Nachbarzellen entwickeln. Ich beobachtete kein Zugrundegehen der Hypodermzellen unter den Subhypodermalzellen oder deren Gruppen, ihre Schicht wird aber bedeutend dünner, besonders unter den vereinzelten Subhypodermalzellen, und diese Verdünnung geschieht nicht in Folge einer Abplattung der Zellen, sondern die Zellen werden kleiner, wie abgeschwächt. Vielleicht kann die Ernährungsart auf Kosten der Hypodermzellen als eine Art Osmose der Nährstoffe erklärt werden. Der Zweck eines solchen Vorganges bleibt uns aber doch unklar. Ob einzelne von den durch die Subhypodermalzellen abgeschwächten Hypodermalzellen nachträglich mittels Karyolyse zu Grunde gehen, konnte ich nicht ermitteln.

Während der späteren Entwicklung entstehen die zwei Einschnürungen, von denen die eine den Kopf vom Thorax, die andere den Thorax vom Abdomen trennt und den Petiolus oder »Stiel« bildet; dabei verschmilzt, wie schon längst bekannt ist, das erste Abdominalsegment eigentlich mit dem letzten Thorakalsegment. Lasius gehört bekanntlich zu der Ameisengruppe (Formicina und Ponerina), bei welcher der Stiel von einem einzigen Abdominalsegmente gebildet wird, wogegen er bei den Myrmicina aus zwei Segmenten besteht. Die Vorgänge im Hypoderm, welche die Bildung der Einschnürungen einleiten, habe ich nicht verfolgt.

Damit beenden wir die Betrachtung der äußeren Körperveränderung von Lasius und gehen über zum Darmkanal, wobei wir mit

einer kurzen Skizze der Anatomie desselben bei einer jungen Larve anfangen.

Der Darmkanal der jungen Lasiuslarve verläuft ohne Windungen, der gebogenen Form der Larve entsprechend. Zur allgemeinen Orientirung kann uns die nebenstehende schematische Textabbildung (Textfig. 14) dienen, welche einen Medianschnitt durch den Darmkanal

einer sich eben einspinnenden O-Larve hei schwacher Vergrößerung darstellt. Der Vorderdarm (Vd) stellt ein dünnes Rohr dar, welches mittels einer Doppelfaltenbildung in einen dem Proventriculus<sup>1</sup> der Muscidenlarven ähnlichen verjüngten Abschnitt (Pr) des Mitteldarmes mündet. Der letztere (Md) bildet den umfangreichsten Theil des gesammten Darmtractus; seine Form wiederholt die der Larve. Indem das Lumen des Vorderdarmrohres mit dem des Mitteldarmes in Verbindung steht, endet das Hinterende des Mitteldarmes, wie das schon GANIN und NASSONOW gezeigt haben, blind und der Hinterdarm erscheint an dasselbe nur angewachsen. Der Hinterdarm besteht aus drei Abschnitten, die sich sowohl anatomisch wie auch histologisch von einander unterscheiden, und welche wir



nach NASSONOW als Dünndarm, Dickdarm und Rectum bezeichnen werden. Der vordere Abschnitt, der Dünndarm (dn), ist röhrenförmig; der mittlere, Dickdarm (dk), ist blasenartig aufgetrieben und geht in den trichterförmigen Enddarm oder Rectum (r) über. In den Anfangstheil des vorderen Abschnittes, auf der Grenze mit dem Mitteldarm, münden die vier larvalen MALPIGHI'schen Gefäße (Mpl), von

<sup>1</sup> Bezüglich der Bezeichnung »Proventriculus« s. die Nachschrift.

denen eines unser Mediauschnitt getroffen hat; die übrigen drei sind mittels punktirter Linien schematisch eingezeichnet.

Ich beschreibe jetzt ausführlich die Struktur der einzelnen Bestandtheile des Darmkanals der jungen Lasius-Larve und dessen Metamorphose.

Ich finde es überflüssig hier eine ausführliche historische Übersicht der Forschung der Darmmetamorphose bei den Insekten darzulegen, da eine solche kürzlich von RENGEL bezüglich des Mitteldarmes gegeben ist. Obschon dieselbe sich nur auf den Mitteldarm bezieht. werde ich unsere Kenntnisse der Metamorphose speciell des Vorderund Hinterdarmes bei den Insekten im Allgemeinen auch nicht anführen und mich damit begnügen die Ergebnisse meiner Untersuchungen der Metamorphose bei Lasius mit denen bei anderen Insekten am Ende des entsprechenden Abschnittes zu vergleichen. Was bisher über die Metamorphose des Darmkanals bei den Ameisen bekannt ist, habe ich schon in der Einleitung zusammengestellt.

Ich fange somit mit der Beschreibung des Darmkanals einer eben eingesponnenen  $\subseteq$  Lasius-Larve an, bei welcher die Vorgänge der Metamorphose kaum angedeutet sind.

Wir werden die Struktur des Vorder- und Mitteldarmes und deren Metamorphose in Zusammenhang betrachten, da die Metamorphose dieser zwei Darmabschnitte von einander sehr abhängig ist.

Der Vorderdarm stellt ein einfaches dünnes zweischichtiges Rohr dar, überall von einem gleichen Durchmesser. Das Epithel der inneren Schicht, ektodermalen Ursprungs, ist von innen mit einer ziemlich dicken chitinigen Intima ausgekleidet; eine Tunica propria konnte ich nicht wahrnehmen. Die äußere mesodermale Wand besteht aus ringförmig geordneten quergestreiften Muskelfasern, welche größtentheils in einer Schicht vorhanden sind. Im vorderen Abschnitt. welcher zum Schlund gehört, hat das Lumen des Darmes im Querschnitt eine x-förmige Form: hier beobachten wir Muskelfasern. welche in radialer Richtung durch die Ringmuskelschicht und das Epithel durchdringen und sich unmittelbar an die Intima, zwischen den äußeren Leisten derselben, anhaften. Die entgegengesetzten Enden dieser Muskelfasern, welche die Erweiterung des Schlundlumens bewirken, befestigen sich an die äußere Chitincuticula des Körpers: solche radiale Muskelfasern ziehen zum Schlund von verschiedenen Punkten her. Weiterhin wird das Lumen des Vorderdarmes cylindrisch und bewahrt diesen Charakter bis zum Übergang in den Mitteldarm.
Der Vorderdarm tritt in eine sehr innige Beziehung zum Herzen, indem er durch dessen Lumen eine kleine Strecke weit hindurchgeht. Die Verhältnisse sind ziemlich komplicirt und ich beabsichtige sie, da die Sache mit der Metamorphose im engeren Sinne nichts zu thun hat, zum Gegenstand eines besonderen Artikels zu machen. Obschon der Vorderdarm weiterhin ganz unabhängig und in ziemlicher Entfernung von dem Herzen verläuft, bleibt er mit demselben mittels protoplasmatischer Fäden und sogar hier und da zerstreuter Zellen, deren feine Ausläufer mit einander netzförmig verbunden sind, im Zusammenhang: in solcher Weise entsteht zwischen dem Vorderdarm und dem Herzrohr eine unvollständige spinngewebige Lamelle; es ist merkwürdig, dass ihr auf der Bauchseite spärlich zerstreute kleine lamellenförmige Ausläufer des Hypoderms entsprechen, die auch in der Medianebene entwickelt sind. In der Nähe des Überganges des Vorderdarmes in den Mitteldarm beobachtet man an der Oberfläche des ersteren eine große Ansammlung kleiner gerundeter mesodermaler Zellen; außer den zerstreuten vereinzelten Zellen liegen zu den Seiten des Vorderdarmes zwei kompakte An-häufungen solcher Zellen von gerundeter Form; der Durchmesser dieser Anhäufungen übertrifft etwas den des Vorderdarmes.

In der Nähe des Überganges des Vorderdarmes in den Mitteldarm verliert die mesodermale Schicht des ersteren ihren Muskelcharakter.

Wir sind somit an dem Übergang des Vorderdarmes in den Mitteldarm angelangt. In der kurzen anatomischen Skizze des Darmkanals der jungen Lasius-Larve sahen wir schon, dass sich hier eine Doppelfalte, wie bei den Musciden, findet; es bildet dabei das Epithel des Vorderdarmes eine lange Ringfalte, welche sich in die Höhle des Mitteldarmes einstülpt. Wir sehen diese Verhältnisse auf Fig. 11, welche den entsprechenden Theil eines Medianschnittes einer eben eingesponnenen Q Lasius-Larve darstellt, desselben Alters, welchem die frühere Beschreibung angehört. In der Wand des Vorderdarmtheiles, welcher an den Mitteldarm angrenzt, unterscheiden wir noch die beiden Schichten desselben: das innere ektodermale Epithel *ec* und das äußere Mesoderm *me*, welches hier seinen Muskelcharakter schon verloren hat; die Zellen beider Schichten erscheinen auf dem Schnitt spindelförmig. An dem Vorderende des Epithels des Mitteldarmes *en* angelangt, treten beide Schichten des Vorderdarmes, welche bisher seine Wand bildeten, aus einander; die innere epitheliale Schicht behält ihre frühere Rich-

tung und stülpt sich in die Höhle des Mitteldarmes hinein, indem sie eine lange Ringfalte bildet; die letztere befindet sich in dem Lumen des vorderen verjüngten Abschnittes des Mitteldarmes und zieht sich bis zum Übergang desselben in den übrigen erweiterten Abschnitt. Beide Blätter der ringförmigen Einstülpung des Vorderdarmepithels liegen dicht an einander und bilden ein dünnes cylindrisches Rohr. Das äußere Blatt desselben, an der Basis der Falte angelangt, geht in das entodermale Epithel des Mitteldarmes, nämlich in das Epithel seines vorderen verjüngten Abschnittes über. Obschon die Entwicklung des Darmes beim Ameisenembryo, sowohl wie die Embryonalentwicklung der Ameisen überhaupt, unbekannt ist, so glaube ich doch, dass diese Stelle die Übergangsstelle des ektodermalen Epithels des Vorderdarmes in das entodermale des Mitteldarmes ist; dafür spricht der ziemlich verschiedene histologische Habitus der beiden Epithelarten; was den dreieckigen Epithelabschnitt x auf der linken Seite unserer Abbildung betrifft, so gehört er, meiner Ansicht nach, zum entodermalen Mitteldarmepithel. - Wir haben die Beschreibung des mesodermalen Blattes des Vorderdarmes auf dem Punkte verlassen, wo es, an dem Vorderende des Mitteldarmepithels angelangt, sich von dem Epithelialblatt der Vorderdarmwand trennt; von hier an geht es auf die äußere Fläche des Mitteldarmepithels über, indem es hier eine lockere Schicht bildet.

Somit geschieht der Übergang des Vorderdarmes in den Mitteldarm in der Weise, das das mesodermale Blatt seine oberflächliche Lage behält, wogegen das epitheliale ins Innere des Mitteldarmes eine ringförmige Falteneinstülpung entsendet. Noch besser sehen wir diese Verhältnisse auf Fig. 14, welche einen Medianschnitt durch denselben Darmabschnitt einer sehr jungen, noch nicht eingesponnenen, Arbeiterlarve darstellt.

Ich habe schon oben bemerkt, dass die beschriebene Faltenbildung ganz so wie bei den Musciden geschieht. Die Falte befindet sich in dem stark verjüngten Abschnitte des Mitteldarmes. Derselbe geht hinter dem Hinterende der Falte in den übrigen erweiterten Abschnitt über, der Übergang ist aber ganz allmählich, wobei, im Gegentheil zu den Musciden, sich hier keine Einschnürung bildet. Ich habe schon in meiner vorläufigen Mittheilung darauf hingewiesen, dass der vordere verjüngte Abschnitt des Mitteldarmes bei den Ameisen dem vorderen mittels der Einschnürung abgegrenzten Abschnitte des Mitteldarmes der Musciden, welchen KowALEWSKY als Proventriculus bezeichnet, wahrscheinlich homolog ist. So weit unsere

zur Zeit noch mangelhaften Kenntnisse von dem Darme der Insekten-larven reichen, enthalten sie keine Gründe gegen diese Annahme; zur Wand des Proventriculus muss selbstverständlich nur die äußere

larven reichen, enthalten sie keine Grunde gegen diese Annahme; zur Wand des Proventriculus muss selbstverständlich nur die äußere Wand dieses Abschnittes gerechnet werden. Wie wir sehen werden, ist das spätere Schicksal der Wand des Proventriculus ein ganz an-deres, als das des übrigen Mitteldarmes. Die Zellen des entodermalen Epithels des Mitteldarmes zeichnen sich durch ihre außergewöhnliche Größe aus; ihnen verdankt die Mitteldarmwand ihre Dicke, da sie fast ausschließlich von dem Epithel gebildet wird. Eine entsprechende Größe besitzen auch die Kerne der Zellen des Mitteldarmepithels. Die Epithelzellen der Proventriculuswand zeigen auf dem Längsschnitt (Fig. 11) einen kolbenförmigen Umriss, wobei das zugespitzte Ende dieser Figur schief nach außen und vorn gerichtet ist und umgekehrt; die Zell-grenzen sind deutlich. Im vorderen Ende des Proventriculus sind die Epithelzellen am kleinsten und werden in der Richtung nach hinten allmählich größer. Die inneren Enden der Epithelialzellen liegen im Vorderabschnitt des Proventriculus fast in einer Ebene, wogegen sie, je weiter sie vom Vorderende des Proventriculus ab-stehen, mehr und mehr ins Lumen desselben hineinragen. Die Kerne der Epithelzellen des Proventriculus zeigen auf dem Längsschnitt eine ähnliche Form, wie die Zellen selbst, im Vorderabschnitt sind sie aber mehr oval. In Folge der schiefen Anordnung der Epithelzellen scheinen dieselben auf Querschnitten mehrschichtig zu sein. Einen solchen Quer-schnitt, aus dem hinteren Abschnitt des Proventriculus, sehen wir auf dieselben auf Querschnitten mehrschichtig zu sein. Einen solchen Quer-schnitt, aus dem hinteren Abschnitt des Proventriculus, sehen wir auf Fig. 6; die Wand des Proventriculus erscheint hier, in Folge der schiefen Richtnng des Schnittes zu derselben, viel dicker, als sie es in Wirk-lichkeit ist. Die Epithelzellen zeigen auf dem Querschnitte sichel-förmige Umrisse; die Kerne, mit ähnlichen Umrissen, hat der Schnitt nur bei den inneren Zellen getroffen. Auf der äußeren Oberfläche des Epithels sehen wir auf diesem Schnitte zerstreute mesodermale Zellen me. In dem erweiterten Abschnitte des Mitteldarmes sind die Zellen *me*. In dem erweiterten Abschnitte des Mitteldarmes sind die Epithelzellen prismatischer Form, wobei sie größtentheils hexaedrische Prismen darstellen; bei der Flächenansicht stellen die Umrisse der Epithelzellen ein Bild dar, wie es auf Fig. 12 zu sehen ist. Auf dem Querschnitte der Darmwand (Fig. 7) sind die Umrisse der Epithelzellen rechteckig. Das Plasma der Epithelzellen ist nicht gleichartig; man kann in jeder Zelle einen inneren Abschnitt des-selben unterscheiden, welcher sich auf den gefärbten Schnitten durch seine intensivere Färbung unterscheidet; nach innen fällt seine Grenze

mit der Innenfläche der Zelle zusammen, nach außen ist das stärker färbbare Plasma gewölbt und geht allmählich in das übrige weniger färbbare über (Figg. 19 und 25). Die Kerne der Epithelzellen des erweiterten Mitteldarmabschnittes befinden sich in dem stärker färbbaren Plasma; bei der eben eingesponnenen Larve zeigen sie hier sowohl wie in der Wand des Proventriculus einen anormalen. degenerativen Charakter (Figg. 7 und 11); ihre Form, besonders bei einigen Zellen, ist eine äußerst unregelmäßige, oft mit einer seitlichen Höhle. Diese Erscheinung weist auf den Anfang der Metamorphose des Mitteldarmepithels hin, welcher sich auf diesem Stadium einstellt; darüber werden wir ausführlicher bei der speciellen Beschreibung der Metamorphose des Darmkanals sprechen. Bei den jüngeren Larven, welche sich zur Metamorphose noch nicht vorbereiten, nämlich vor der Bildung des Kokons, sind die Kerne des Mitteldarmepithels noch gerundet, also ganz normal, wie wir das auf Fig. 14 sahen. Ich will noch eines Umstandes gedenken, nämlich, dass bei der eben eingesponnenen Larve (Fig. 11) die Epithelzellen des erweiterten Abschnittes des Mitteldarmes sich ziemlich gut von den Epithelzellen des Proventriculus abgrenzen; es sind nämlich auf den Längsschnitten die Zellgrenzen des erweiterten Abschnittes sehr undeutlich, wogegen sie bei den Epithelzellen der Proventriculuswand deutlich sind, außerdem ist die Form der letzteren, wie wir das auf der genannten Abbildung sehen, eine ganz andere; ich halte es für überflüssig die Unterschiede der Epithelzellen der beiden genannten Mitteldarmabschnitte speciell zu beschreiben, da das auf unserem Medianschnitt ohne Weiteres ersichtlich ist. - Außer den großen Epithelzellen, welche wegen ihrer beträchtlichen Größe in die Augen fallen, bemerken wir in der Peripherie der Epithelschicht besondere kleine Zellen (Fig. 11 und besonders Fig. 7 enim), welche in dem Plasma der großen Epithelzellen eingeschlossen sind; diese Zellen variiren in ihrer Größe von kaum unterscheidbaren bis zu verhältnismäßig großen Zellen. Alle diese Zellen, ohne Ausnahme, liegen nur in der Peripherie der Epithelschicht der Mitteldarmwand und sind über die ganze Oberfläche derselben zerstreut, mit der einzigen Ausnahme der Wand des Proventriculus; sie existiren schon bei sehr jungen Larven, wobei aber in diesem Alter nur sehr kleine Zellen vorkommen; bei der späteren Entwicklung wachsen sie mehr aus und ragen in die großen Epithelzellen hinein; es sind die Zellen des imaginalen Epithels, auf deren Kosten das Mitteldarmepithel des ausgewachsenen Insektes rekonstruirt wird; die großen alten Epi-

thelzellen, welche wir von nun an larvale Epithelzellen nennen können, gehen dabei zu Grunde. Wir werden zu diesem Vorgang noch später zurückkehren.

noch später zurückkehren. Zum Schlusse der Beschreibung des Mitteldarmepithels bei den jungen Larven füge ich hinzu, dass ich in demselben bei einer sehr jungen, noch nicht eingesponnenen Arbeiterlarve von Formica rufibarbis eine große Menge Fetttropfen beobachtete. Fig. 15 stellt uns einen Querschnitt des Mitteldarmes dieser Larve dar, welche mit FLEMMING'scher Mischung fixirt und mit Safranin gefärbt wurde. Die Zellgrenzen der Epithelzellen sind nicht sichtbar; im Plasma sehen wir eine große Anzahl Fetttropfen, welche wegen des Osmiumniederschlages ganz schwarz erscheinen; außerdem sehen wir eine nicht geringe Anzahl Vacuolen (va), welche eine nicht gefärbte Flüssigkeit enthalten. Die gerundeten körnigen Körper (n) sind die Kerne der larvalen Epithelzellen; in der Peripherie sehen wir auch die kleinen Kerne der Imaginalzellen (enim). Es ist sehr möglich, dass sich Fetttropfen im Epithel auch bei den Lasius-Larven ausscheiden, ich konnte aber ihre Anwesenheit nicht konstatiren, da ich für die Fixirung der Lasius-Larven in diesem Alter die Osmiumsäuregemische nicht anwendete. Vacuolen beobachtete ich bei Lasius überhaupt nur in einer ziemlich geringen Anzahl.

Es bleibt uns übrig noch des mesodermalen Peritonealüberzuges des Mitteldarmes zu gedenken. Derselbe stellt keine unuterbrochene Zellschicht dar, sondern ist eher netzartig, stellenweise sind seine kleinen Zellen sogar isolirt zerstreut. Überhaupt ist das Peritonealblatt äußerst schwach entwickelt und seine Zellen sind größtentheils kaum sichtbar. Verhältnismäßig stärker entwickelt ist das Peritonealblatt im vorderen Abschnitte des Mitteldarmes (Fig. 11). Hier befinden sich die mesodermalen Zellen in einer größeren Anzahl und liegen stellenweise dicht an einander; hier und da nehmen sie einen Muskelcharakter an, größtentheils sind sie aber indifferent; um den Proventriculus herum bilden die mesodermalen Zellen oft kompakte Häufchen (Fig. 11 rechts), welche den Ansammlungen zu den Seiten des Hinterabschnittes des Vorderdarmes ähnlich sind, aber von einer viel geringeren Größe. An der Oberfläche des übrigen erweiterten Theiles des Mitteldarmes sind die mehr gerundeten Mesodermzellen größtentheils stark von einander entfernt und zeichnen sich durch ihren indifferenten Charakter aus. — Die gegebene Darstellung bezieht sich auf die junge Q Larve; bei den sehr jungen Arbeiterlarven scheint das Peritonealblatt des Mitteldarmes einfacher zu sein, indem die Zellen gleichartiger und mehr zusammenhängend erscheinen (Fig. 14), die Gebilde sind aber zu klein, um ihren Charakter mit Sicherheit festzustellen.

· Zwischen der Epithelschicht der Mitteldarmwand und dem Peritonealblatt konnte ich eine Tunica propria nicht bemerken, sie ist wahrscheinlich zu fein, auf der Innenfläche des Epithels sieht man aber gut zwei Membranen: die Intima und die sog. Cyste. Die Innenfläche des Epithels überzieht unmittelbar die ziemlich dünne, auf den Schnitten matt aussehende Intima, begrenzt von streng parallelen Flächen (Fig. 7 i); diese Membran ist äußerst fest mit den Epithelzellen verbunden und hebt sich auf den Präparaten niemals von denselben ab; den queren Zellgrenzen entsprechend zerreißt die Intima sehr oft und zieht dabei die Zellen etwas aus einander, wobei aber die Ränder der Intima immer mit den Epithelzellen in Verbindung bleiben. Weiter nach innen von der Intima beobachten wir bei den jungen Ameisenlarven noch eine zweite viel dickere Ausscheidung der Epithelzellen, die sog. Cyste, welche schon GANIN bei Myrmica bemerkte und ganz richtig beschrieb. Die Cyste stellt eine dicke gelatinöse Masse dar, welche den Darminhalt unmittelbar umhüllt und eine schichtige Struktur zeigt. Bei der eben eingesponnenen Q Lasius-Larve erreicht die Cyste (Fig. 7 cy) fast die Dicke der Mitteldarmwand und ist koncentrisch geschichtet, wobei die Dicke der Schichten in der Richtung nach innen rasch abnimmt, so dass die äußerste Schicht sehr dick, die innerste sehr dünn erscheint; die Substanz der inneren Schichten ist viel dichter und mehr lichtbrechend. Auf den Präparaten erscheint die Cyste stark geschrumpft und hebt sich stellenweise von der Intima ab. Bei den Larven von Myrmica (GANIN) und Formica sind die Schichten der Cyste von ungleichmäßiger Dicke und einige von ihnen sind sogar, wie wir das auf Fig. 16 sehen, stellenweise unterbrochen, so dass sie rinnenförmige Lamellen bilden; die Ränder dieser Lamellen sind allmählich zugespitzt; auf derselben Abbildung sehen wir, dass einige Schichten gekörnelt sind. Viel regelmäßiger ausgebildet beobachtete ich die verschiedene Dicke der Cystenschichten bei einer noch jüngeren Arbeiterlarve von Formica rufibarbis, deren Mitteldarmquerschnitt auf Fig. 15 abgebildet ist. Hier ist die Vertheilung der Cystenschichten nach ihrer Dicke eine umgekehrte, dabei ist die innerste dickste Schicht fast überall gleichmäßig dick; die nächste Schicht, von dieser nach außen gerechnet, ist auch eine vollständige, doch sind zwei gegenüberliegende Theile derselben stark verdickt, wobei

die zwei übrigen Zwischentheile dünn bleiben. Die verdickten Abschnitte liegen in der Medianebene der Larve. Die zwei übrigen Cystenschichten, welche weiter nach außen liegen, sind schon unvollständig und stellen Rinnen dar, welche von der Rücken- und Bauchseite der Cyste, also den Verdickungen der nächsten vollständigen Schicht entsprechend, liegen. In der innersten Schicht beobachten wir große Fetttropfen, welche auf dem Präparat durch Osmiumsäure tief schwarz gefärbt sind; noch größere Fettmassen finden wir auf demselben Querschnitt im Inhalt des Mitteldarmes.

Es ist sehr möglich, dass auch bei Lasius-Larven unterbrochene Schichten der Cyste vorkommen, ich habe aber solche nicht bemerkt.

Nachdem ich somit die Histologie des jungen larvalen Vorderund Mitteldarmes beschrieben habe, werden wir zu deren Metamorphose übergehen, welche gleich nach der Bildung des Kokons anfängt. Den Hinterdarm werden wir gesondert behandeln. Wir wollen mit dem Mitteldarm anfangen.

Bei der Beschreibung der Mitteldarmwand der jungen Larve habe . ich schon auf die Anwesenheit besonderer kleiner Zellen in deren Peripherie hingewiesen, welche die Anlagen des künftigen Mitteldarmepithels der Imago darstellen. Diese Zellen, welche wir Imaginalzellen des Mitteldarmepithels genannt haben, liegen im Plasma der larvalen Epithelzellen gleich unter der äußeren Oberfläche der Mitteldarmwand; sie sind über die ganze Oberfläche der Mitteldarmwand zerstreut, mit der einzigen Ausnahme der Wand des Proventriculus. Es fragt sich, woher kommen die Imaginalzellen? Die mesodermalen Zellen des peritonealen Blattes, welche die äußere Fläche der Mitteldarmwand bedecken, zeichnen sich durch eine äußerst lockere Vertheilung aus: nur stellenweise bilden sie eine mehr oder weniger zusammenhängende Schicht, größtentheils liegen sie aber ganz isolirt und lassen sogar große Strecken ganz nackt. Auf Fig. 19, welche einen kleinen Abschnitt eines Querschnittes durch die Mitteldarmwand einer eben eingesponnenen Q Lasius-Larve bei starker Vergrößerung darstellt, sehen wir eine Anzahl mesodermaler Zellen (me), welche ziemlich weit von einander auf der Oberfläche der Epithelschicht liegen; der Schnitt hat den Kern nur in einer Zelle getroffen; die mesodermalen Zellen erscheinen mehr oder weniger abgeflacht und bereiten sich vielleicht vor, sich in Myoblasten umzuwandeln; eine noch mehr abgeflachte Zelle sehen wir auf Fig. 24; was die feine Membran y auf

Fig. 19 ist, kann ich nicht entscheiden. Auf Fig. 21 und 22 sehen wir die Oberfläche der Epithelschicht ganz nackt. Außer den zerstreuten mesodermalen Zellen, welche sich mehr oder weniger im Querschnitt) abflachen und in Muskelzellen differenziren, beobachten wir stellenweise auf der Oberfläche der Darmwand, resp. Epithelschicht, sich anhaftende kleine gerundete noch indifferente mesodermale Zellen, von denen wir eine auf Fig. 20 (me) sehen. Wenn wir den Charakter und die Dimensionen dieser indifferenten mesodermalen Zellen mit den jungen Imaginalzellen des Mitteldarmepithels (Fig. 21 enim) vergleichen und dabei die anfängliche Lage dieser letzteren, nämlich unmittelbar unter der äußeren Oberfläche der Darmwand, an welche sich von außen die zerstreuten indifferenten Mesodermzellen anhaften, berücksichtigen, so können wir leicht zur Vermuthung kommen, dass die Imaginalzellen des Epithels von außen in das alte Epithel eingedrungene Mesodermzellen sind. Ich will nicht leugnen, dass, obschon diese Vermuthung mit unseren theoretischen Anschauungen in Widerspruch steht, mir anfänglich dieser Gedanke in den Sinn kam. Es erwies sich aber, dass die Imaginalzellen des Epithels sich in der Darmwand von Anfang an befinden; es gelang mir nämlich die Imaginalzellen des Mitteldarmepithels bei Larven von so jungem Alter (von ca. 3 mm Länge) nachzuweisen, dass an eine Metamorphose gar nicht zu denken war; die Imaginalzellen sind bei diesen Larven sehr klein, und es ist eine große Mühe nöthig, um sie zu unterscheiden. Wir müssen somit die Entstehung der Imaginalzellen in die Embryonalperiode zurückverlegen und annehmen, dass während der frühesten Entwicklung des Entoderms ein Theil der Entodermzellen wächst und das larvale Mitteldarmepithel bildet, wogegen ein anderer Theil derselben klein bleibt und die Imaginalzellen bildet.

Bei sehr jungen Larven beobachten wir sehr kleine Imaginalzellen des Mitteldarmepithels (Fig. 15); später werden einige von ihnen größer (Fig. 16); bei einer noch älteren Larve, die sich schon eingesponnen hat, sehen wir außer den kleinen Imaginalzellen eine Anzahl ziemlich ausgewachsener. Imaginalzellen sehr verschiedener Größe sehen wir auch auf den Abbildungen kleiner Abschnitte verschiedener Querschnitte der Mitteldarmwand derselben Larve bei einer stärkeren Vergrößerung (Figg. 21-25). Das gleichzeitige Vorhandensein von Imaginalzellen verschiedener Größe, also auch verschiedenen Alters, in der Mitteldarmwand könnte als eine Thatsache angesehen werden, welche zu Gunsten der Annahme des mesodermalen

Ursprungs der Imaginalzellen spricht - die Zellen, welche schon lange in die Wand eingedrungen sind, wären schon groß geworden, die kleinen wären nur vor kurzer Zeit eingedrungen und hätten noch keine Zeit gehabt auszuwachsen; wir sahen aber schon oben, dass die Imaginalzellen schon in einem Alter der Larve existiren, wo an ein Eindringen derselben, also an Anfänge einer Metamorphose gar nicht zu denken ist: außerdem kann die Sache auch anders erklärt werden und meiner Ansicht nach ist es auch so, sie kann nämlich mit der Annahme einer früheren Theilung der Imaginalzellen erklärt werden: einige Zellen theilen sich rasch und sind klein, andere theilen sich langsamer und wachsen aus. Dass bei einer eingesponnenen Larve eine Theilung der Imaginalzellen stattfindet, sehen wir aus dem Umstande, dass die Imaginalzellen gruppenweise vertheilt sind; obschon ich Theilungsvorgänge nicht beobachtete, kann man daran nicht zweifeln, dass die Zellgruppen Abkömmlinge einer und derselben Stammzelle sind: wir sehen solche Gruppen schon auf Figg. 24 und 25, noch besser kann man das aber auf einem Flächenschnitt der Mitteldarmwand (Fig. 13) beobachten, wo die Imaginalzellen in Reihen geordnet sind, die quer zur Längsachse des Darmes orientirt sind; die Schnittebene liegt oberhalb der Kerne der larvalen Epithelzellen; die Zellgrenzen der letzteren sind nur theilweise sichtbar; die Lage des Pfeiles auf der Abbildung entspricht der Richtung der Längsachse des Darmes.

Bei der weiteren Entwicklung bilden die Imaginalzellen des Mitteldarmepithels eine zusammenhängende Schicht, welche das larvale Epithel umfasst; das letztere geht dabei zu Grunde und wird von dem imaginalen Epithel verdaut. Wir verlassen nun auf einige Zeit die Verfolgung der weiteren Veränderungen des Mitteldarmes und gehen wieder zum Vorderdarm über.

Leider muss ich sofort zur Beschreibung eines Stadiums in der Metamorphose des Vorderdarmes übergehen, welches sich stark von dem vorhergehenden unterscheidet. Es ist mir aber nicht geglückt Übergänge zwischen diesen zwei Stadien zu finden, wesshalb die Deutung des genannten Stadiums sehr schwierig wird. — Wenn wir den vorderen und mittleren Abschnitt des Vorderdarmes auf diesem Stadium untersuchen, so finden wir keine großen Besonderheiten; der Durchmesser des Darmes, sowie seines Lumens, ist etwas größer geworden, die Zellen der äußeren mesodermalen Schicht zeigen schon in einer ziemlich großen Entfernung vom Mitteldarme keinen Muskelcharakter mehr und nehmen eine mehr lockere Lage an;

gleichzeitig wird die epitheliale Schicht des Vorderdarmes immer dicker, je näher wir an den Übergang in den Mitteldarm kommen. Nur in der unmittelbaren Nähe des Mitteldarmes beobachten wir eine plötzliche Veränderung im Charakter des Vorderdarmrohres: wie wir das auf dem auf Fig. 26 dargestellten Medianschnitt sehen, schnürt sich hier der Vorderdarm stark ein; von außen wird die Epithelschicht desselben von einer großen Anhäufung isolirter locker liegender spindelförmiger Mesodermzellen (me) umgeben, welche mit ihrer längeren Achse der Längsachse des Darmes ungefähr parallel liegen. Wenn wir einen Querschnitt aus dieser Region (Fig. 27) untersuchen, so sehen wir, dass die Anhäufung mesodermaler Zellen nach außen ziemlich scharf abgegrenzt ist, wobei sie überall in der Vertheilung der Zellen einen zum Herzrohr, also zum Rücken, gerichteten Vorsprung zeigt; auf unserer Abbildung ist dieser Vorsprung nach oben gerichtet. Auf demselben Querschnitt sehen wir, dass das Lumen des Darmes, welches sich vor der Einschnürung rasch zuspitzte, in der Einschnürung fast gänzlich verschwunden ist; wir müssen seinen Rest in dem kaum sichtbaren Ringe x erblicken, denselben konnte ich aber auf der Mehrzahl der Schnitte nicht mit Sicherheit wahrnehmen; auf dem Längsschnitt ist das Darmlumen in der Einschnürung nicht sichtbar, wesshalb es auf der Abbildung nicht dargestellt ist. Das Merkwürdigste auf dem Stadium, welches wir beschreiben, ist das, dass die epitheliale Ringfalte, welche in das Lumen des Mitteldarmes eingestülpt war, gänzlich verschwunden ist und das Epithel des Vorderdarmes in das des Mitteldarmes, nämlich des Proventriculus, in gerader Richtung übergeht. - Es fragt sich - wie sollen wir das beschriebene Stadium deuten, wie konnte es aus dem vorhergehenden hervorgehen? Eine eben solche epitheliale Ringfalte, wie bei den Ameisen, kommt auch bei den Musciden vor und während der späteren Entwicklung schwindet sie bei ihnen auch. Obschon es KowaLewsky auch nicht gelungen ist, den Vorgang des Verschwindens der Falte zu beobachten, ist er der Meinung, dass die Falte sich in gewöhnlicher Weise ausgleicht. Er sagt: »Es ist mir nicht gelungen, die ersten Veränderungen festzustellen, von welchen das erste Auswachsen des Imaginalringes begleitet wird; vermuthen musste man, dass die in das Lumen des Proventriculus hängende Falte sich nach vorn ausgezogen und damit verstreicht, was mit der Kontinuität des Ösophagus sehr übereinstimmte. Es scheint auch wirklich so vorzugehen, denn wenn man die Fig. 26 vergleicht, so sieht man über dem

Imaginalringe<sup>1</sup> eine ganze Reihe von großen saftigen Zellen, welche gewöhnlich im Ösophagus nicht existiren, und welche wohl von der verstrichenen Falte abstammen können<sup>2</sup>.« Bei den Musciden ist diese Annahme sehr wahrscheinlich, da KOWALEWSKY auf dem späteren Stadium, ohne Falte, dieselben Zellenarten fast ohne Veränderung und in derselben Folge beobachten konnte, bei den Ameisen ist aber die Frage schwieriger. Bei denselben beobachtet man keinen Imaginalring des Vorderdarmes, welcher uns als ein Leitstern nach dem Verstreichen der Falte dienen könnte und die Zellen der Falte haben keinen besonderen scharf ausgeprägten Charakter, welcher sie von den Nachbarzellen des Vorderdarmenithels unterscheiden möchte. Wir können also mit Bestimmtheit nicht annehmen, dass der eingeschnürte Abschnitt des Vorderdarmes des älteren Stadiums durchaus der ausgeglichenen Falte entspricht, die auch ein sehr dünnes Rohr bildete, obschon wir gegen diese Annahme keine Gründe haben. Jedenfalls kann der eingeschnürte Abschnitt des Vorderdarmes nur in dem Falle nicht der ausgeglichenen Falte entsprechen, wenn dieselbe ohne Weiteres noch früher zu Grunde gegangen ist. Wenn wir den eingeschnürten Abschnitt des Vorderdarmes eingehender untersuchen, so bemerken wir (Fig. 27), dass die Zellgrenzen des Epithels gänzlich verwischt und das Protoplasma eine gemeinschaftliche Masse zu bilden scheint; dabei zeigen die Zellkerne auf dem Querschnitt eine abgeplattete eckige Form und färben sich sehr intensiv, was, zusammengenommen, auf einen degenerativen Charakter zu weisen scheint; leider ist es mir aber nicht geglückt das spätere Schicksal dieses Abschnittes zu ermitteln.

Auf dem nächsten von mir beobachteten Stadium erstreckt sich das Lumen des Vorderdarmes ganz deutlich unmittelbar bis zum Mitteldarm, nämlich bis zum Proventriculus. Den Längsschnitt des Vorderdarmes dieses Stadiums sieht man auf Fig. 28, welche einen Medianschnitt durch die hintere Hälfte des Vorderdarmes und einen Theil des an denselben angrenzenden Mitteldarmes darstellt. Um die Abbildung nicht zu lang zu machen, habe ich von dem Vorderdarme nur kleine nach einander folgende Abschnitte abgebildet, welche man auf die auf der Abbildung angegebene Entfernung in Gedanken aus einander stellen muss. Wie wir aus dieser Abbildung

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Bekanntlich befindet sich bei den Musciden der Imaginalring des Vorderdarmes auf der Übergangsstelle des äußeren Blattes der Falte in die Mitteldarmwand.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> KOWALEWSKY (87) p. 565.

sehen, ist der Durchmesser des Vorderdarmes in dessen Mitte ziemlich groß, in der Richtung nach hinten wird er kleiner, wobei er vor dem Übergang in den Mitteldarm wieder etwas größer wird (vierter Abschnitt von vorn gerechnet); was die Wand des Vorderdarmes auf diesem Stadium betrifft, so sehen wir, dass sie in der Mitte des Vorderdarmes ziemlich dünn ist und in der Richtung nach hinten allmählich dicker wird, hauptsächlich auf Kosten der inneren Schicht; die mesodermale Schicht besteht in der Mitte des Vorderdarmes aus einer einzigen Schicht äußerst platter Zellen, weiter nach hinten werden die Zellen größer und ordnen sich mehrschichtig an; wie dieser Zellcharakter der mesodermalen Schicht von dem der jungen Larve abzuleiten ist, weiß ich nicht. Das anfänglich weite Vorderdarmlumen wird allmählich enger, wobei es in der Nähe des Mitteldarmes sich in einen ganz dünnen, aber gut unterscheidbaren, Kanal zuspitzt; von den degenerirenden Resten des Proventriculus ist der Vorderdarm scharf getrennt, wobei sich hier das Lumen des Darmes in eine kleine mützenförmige Höhle erweitert, welche sich auf dem Vorderende der Proventriculusmasse ausbreitet; die chitinige Intima des Vorderdarmrohres ist auf der Abbildung nicht dargestellt. Der vordere Theil des Vorderdarmrohres, welcher auf unserer Abbildung nicht zu sehen ist, behält im Allgemeinen den früheren Charakter, welchen er bei der jungen Larve hatte.

Bald sondert sich das Vorderdarmrohr schärfer in die drei definitiven Abschnitte: das Schlundrohr<sup>1</sup>, den Ösophagus und den Kaumagen mit dem kurzen cylindrischen Anhang. Wir werden die diesbezüglichen Veränderungen nicht beschreiben, da sie in Folge von Auswachsen und Differenzirung schon vorhandener Gewebe zu Stande kommen und desshalb sich außerhalb unserer Aufgabe befinden. Die Anlage des Kaumagens, welche anfänglich eine dickwandige Erweiterung im Hinterabschnitt des Vorderdarmrohres darstellt, sehen wir auf der halbschematischen Fig. 29 k, welche einen Medianschnitt durch die hintere Hälfte des Vorderdarmes und den Mitteldarm einer etwas älteren Larve bei schwacher Vergrößerung darstellt; später wird das Lumen des Kaumagens im Querschnitt kreuzförmig.

Wie ich oben darauf schon mehrmals hinwies, enthält die Wand des Proventriculus keine Imaginalzellen des Epithels, wesshalb der Proventriculus während der Metamorphose gänzlich zu Grunde geht;

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Nach NASSONOW (86) münden in dasselbe später die paarigen Schlunddrüsen; ich untersuchte dieselben nicht.

obschon einem ähnlichen Zugrundegehen auch das larvale Epithel des übrigen Theiles des Mitteldarmes unterliegt, so wird hier das-selbe auf Kosten der Imaginalzellen allmählich regenerirt, der Pro-ventriculus ist aber nur ein larvaler Darmabschnitt. Wir sahen, dass die Kerne der Zellen des larvalen Mitteldarmepithels schon bei dass die Kerne der Zehen des larvalen Mitteldarmepithels schon bei der eben eingesponnenen Larve eine unregelmäßige degenerative Form zeigen; außer an den Querschnitten ist das auch auf dem auf Fig. 11 abgebildeten Medianschnitte zu sehen; in den Epithelzellen des Proventriculus, besonders in dessen vorderem Abschnitte, ist die Form der Kerne eine mehr gerundete und wir müssen daraus schließen, dass die Degeneration hier noch nicht so weit fortgeschritten ist; es scheint also, als ob die Anwesenheit der Imaginalzellen im erweiterten Abschnitte des Mitteldarmes auf die larvale Epithelschicht zerstörend einwirke. -- Auf dem nächsten von mir untersuchten Stadium (Fig. 26) nehmen auch die Kerne des Epithels des Proventriculus eine sehr unregelmäßige Form an und färben sich intensiver. Auf der genannten Abbildung sehen wir deutlich, wie das Epithel der Proventriculuswand unmittelbar in das larvale Epi-thel *enl* des übrigen Abschnittes übergeht, wobei es von dem ima-ginalen Epithel *enim* von außen bedeckt wird; das letztere stellt schon eine ununterbrochene stark entwickelte Schicht dar, welche sich in der Richtung nach vorn verjüngt und auf der Grenze des Proventriculus plötzlich aufhört. Der Platzersparnis wegen habe ich auf dieser Figur, sowie auch auf Fig. 11, die Wand des erwei-terten Mitteldarmabschnittes nur von der einen Seite vollständiger abgebildet; auf Fig. 26 gehört der Wand des definitiven Mitteldarmes nur das kleine Stückchen (unten rechts), wo die beiden Schichten enl und enim zu unterscheiden sind. Wir sehen auf unserer Abbildung, dass die Grenzen der Epithelzellen des Proventriculus ganz verwischt sind. An der Außenfläche der Epithelschicht des Proventriculus bemerken wir vereinzelte, sowie auch gruppenweise ange-ordnete, größtentheils gerundete Mesodermzellen; oben beobachten wir eine ziemlich umfangreiche gerundete Ansammlung mesodermaler Zellen; die Querschnitte dieses Abschnittes zeigen uns eine beträchtliche Anzahl solcher Ansammlungen.

Wenn wir jetzt einen Medianschnitt (Fig. 28) betrachten, welcher dem nächsten von mir beobachteten Stadium gehört, so bemerken wir, dass an das Hinterende des Vorderdarmes sich unmittelbar eine protoplasmatische Masse pr anschließt, welche stark färbbare Kerne von unregelmäßiger eckiger Form enthält; im Inneren sehen wir eine

Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. LXIV. Bd.

kleine Höhle in Form eines dünnen der Länge nach gerichteten Kanals x. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Masse die zusammengeflossenen Reste des Epithels des Proventriculus darstellen, welche sich auf dem Wege zum vollen Untergang befinden. Von außen werden die Reste des Proventriculus, wie auf dem vorigen Stadium, von einer reichen Ansammlung mesodermaler Zellen bedeckt, die hier, der geringeren Masse der Proventriculusreste entsprechend, eine mehr kontinuirliche Anordnung zeigen. Wenn wir uns den Grund einer solchen Ansammlung mesodermaler Zellen an der Oberfläche der verfallenden Zellmasse erklären wollen, so liegt die Vermuthung nahe, dass sie sich von den flüssigen Zerfallprodukten ernähren. Vielleicht ist auch die Ansammlung mesodermaler Zellen an der Oberfläche des eingeschnürten Vorderdarmabschnittes des vorigen Stadiums in einem ähnlichen Sinne zu erklären? An die Masse der verfallenden Proventriculusreste schließt sich von hinten der imaginale Mitteldarm an, dessen Wand jetzt außer dem Mesoderm nur das imaginale Epithel enthält; das larvale Epithel hat sich schon von dem imaginalen getrennt. Zur ausführlichen Beschreibung dieser Vorgänge werden wir aber noch zurückkehren.

Während der nächsten Entwicklung gelangen die Reste des Epithels des Proventriculus in die Höhle des definitiven Mitteldarmes. Während dieses Vorganges nähern sich allmählich die Wände des definitiven Mitteldarmes dem hinteren Ende des Vorderdarmes und verwachsen mit dessen Wänden; selbstverständlich geht dieser Process parallel dem Einstülpen der Proventriculusreste in die Darmhöhle. Die Resultate dieses Vorganges sehen wir auf dem auf Fig. 30 abgebildeten Medianschnitte. Diese Abbildung stellt uns den Übergang des Vorderdarmes in den definitiven Mitteldarm des auf Fig. 29 abgebildeten Medianschnittes bei stärkerer Vergrößerung dar. Links sehen wir den Hinterabschnitt des Vorderdarmes, rechts das erweiterte Vorderende des Mitteldarmes; es ist uns nicht schwer die Grenze des Vorder- und Mitteldarmes festzustellen; auf der Abbildung geht sie bei xx schräg von außen nach hinten und innen. Gleich hinter dem Hinterende des Vorderdarmes beobachten wir in der Höhle des Mitteldarmes die letzten Reste des Epithels des Proventriculus (pr); das zerfallende Protoplasma desselben bildet eine vacuolisirte unförmliche Masse mit gerundeten nach hinten gerichteten Fortsätzen; sie enthält die Reste der Zellkerne, deren Chromatin größtentheils den für die Chromatolyse charakteristischen tropfenförmigen Zustand

435

## Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus.

angenommen hat; diese kugelförmigen Tropfen verschiedener Größe färben sich ungemein intensiv.

Wir gehen jetzt zur Betrachtung der Veränderungen des erweiterten Abschnittes des larvalen Mitteldarmes über, welcher den Hauptabschnitt desselben bildet, und aus welchem der definitive Mitteldarm der Imago hervorgeht.

Ich habe schon oben darauf hingewiesen, dass die Imaginalzellen des Mitteldarmepithels bei der eben eingesponnenen Larve in der Darmwand in Querreihen verschiedener Länge geordnet sind; wir müssen daraus schließen, dass die Zellen jeder Reihe Abkömmlinge einer und derselben Stammzelle sind. Anfänglich liegen die ganz jungen Imaginalzellen gleich unter der äußeren Oberfläche der Mitteldarmwand; bei ihrem Wachsthum senken sie sich, ihrer Größe entsprechend, mehr oder weniger in das Plasma der Zellen des larvalen Epithels hinein, wobei das Plasma der letzteren um die Imaginalzellen herum das Bild der Zerstörung zeigt: es nimmt hier einen grobspongiösen Charakter an. Wir können daran nicht zweifeln, dass die Imaginalzellen auf Kosten der Larvalzellen wachsen, ich konnte aber niemals auf Schnitten Bilder wahrnehmen, welche uns zeigen möchten, dass die Imaginalzellen sich nach Art der typischen Phagocyten ernähren, also mittels Einnahme fester Plasmapartikelchen : ich bin desshalb der Meinung, dass die Nährstoffe in dieselben in flüssiger Form eingenommen werden; die Sache wird dadurch eigentlich gar nicht geändert. Überall beobachten wir unter den Reihen der Imaginalzellen, oder Imaginalinseln, das larvale Epithel, ich beobachtete aber einen Fall, wo das imaginale Epithel allein die Wand des Mitteldarmes bei der jungen Larve bildet; es war eine verhältnismäßig ziemlich große Imaginalinsel, deren Flächenform mir unbekannt ist; sie befand sich im vorderen Theil des erweiterten Abschnittes des Mitteldarmes, und wir sehen sie auf Fig. 11, rechts, zwischen xx; die Zellgrenzen dieser Imaginalinsel sind nicht zu unterscheiden; was das Plasma der Imaginalzellen dieser Insel, sowohl wie einiger anderer, betrifft, so zeigt es Vacuolen und eine ungleich-artige Struktur, was wahrscheinlich auf eine ungeeignete Fixirung zurückzuführen ist.

Während der Periode des stärksten Wachsthums sind die Imaginalzellen des Mitteldarmepithels in der Weise in das larvale Epithel eingesenkt, dass ihre nach außen gekehrte Oberfläche sich mehr oder weniger unter der Außenfläche des Mitteldarmes befindet; das Protoplasma des larvalen Epithels erscheint hier, zwischen den Ima-

28\*

ginalzellen und der Außenfläche der Darmwand, besonders stark zerstört; später aber liegen die Imaginalzellen in der Weise, dass ihre Außenfläche auf die Außenfläche des Darmes kommt und sich auf derselben ausbreitet (Fig. 32 enim). Das imaginale Epithel bildet auf diesem Stadium noch keine zusammenhängende Schicht, die Zellen sind aber stark ausgewachsen und die Imaginalinseln sind umfangreicher geworden. Auf der genannten Abbildung sehen wir die Grenzen der Zellen des larvalen Epithels nicht; seine Kerne haben eine äußerst flache Form angenommen mit unregelmäßigen dünnen Auswüchsen. Das Mesoderm der Mitteldarmwand zeigt das frühere Verhalten. Die geringe Krümmung des abgebildeten Abschnittes des Querschnittes durch die Mitteldarmwand zeigt uns, wie groß noch der Durchmesser des Mitteldarmes ist; von jetzt an fängt aber der Darm an sich zusammenzuziehen, was durch das Zusammenfließen der larvalen Epithelzellen in eine gemeinsame Masse geschieht; dabei nähern sich die Imaginalinseln und einzelne Imaginalzellen an einander und bilden eine zusammenhängende Schicht. welche die zerfallenden Reste des larvalen Epithels einschließt. Wie stark sich dabei der Mitteldarm zusammenzieht, sehen wir beim Vergleich der Fig. 32 mit Fig. 33, welche beide bei einer und derselben Vergrößerung abgebildet sind. Fig. 33 stellt uns die Hälfte eines Querschnittes durch den Mitteldarm einer Larve dar, welche älter als die der Fig. 26 und jünger als die der Fig. 28 ist. Wenn wir die Fig. 33 mit Fig. 32 vergleichen, so fällt uns zu allererst die kolossale Größe der zerfallenden Zellen<sup>1</sup> des larvalen Epithels (enl) in die Augen; auf den ersten Blick scheint es ganz unwahrscheinlich, dass die larvalen Epithelzellen, welche auf Fig. 32 keineswegs zu große Dimensionen hatten, in so große Zellen sich umwandeln könnten, wie wir sie auf Fig. 33 sehen. Dennoch ist es so; sie werden groß, weil alle ihre Bestandtheile ungemein locker werden. Das zerfallende Plasma wird erfüllt von einer Menge kleiner und großer Vacuolen; besonders stark vacuolisirt erscheint das Plasma in den peripherischen Abschnitten, wo sich außer den kleinen auch große Vacuolen befinden; stellenweise wird das alte Epithel von der Imaginalschicht durch im Querschnitt wellenförmige Lücken getrennt, von denen wir auf unserer Abbildung zwei im oberen Theile des Schnittes sehen. Das Lumen des larvalen Mitteldarmes

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Zellen sind eigentlich weder in dem einen, noch in dem anderen Falle vorhanden, wir können aber das Plasma in Gedanken zwischen den vorhandenen Kernen vertheilen; besonders leicht ist das auf Fig. 33.

hat sich noch erhalten und hat eine dendritische Form; die spalt-förmigen Zweige dieser Höhle dringen mehr oder weniger zwischen die ehemaligen Epithelzellen hinein, wobei sie sich theilweise ver-zweigen. Die Kerne des alten Epithels sind auch größer geworden und auch sie verdanken ihre Größe dem Umstande, dass sie äußerst locker geworden sind; ihre Form ist, wie wir das auf unserer Ab-bildung sehen, eine sehr unregelmäßige; das Chromatin ist sehr grob-körnig und unregelmäßig vertheilt. Das imaginale Mitteldarmepithel (enim) stellt schon eine ununterbrochene Schicht dar; seine Zellen sind ziemlich groß geworden und enthalten gerundete Kerne. Wenn wir das imaginale Epithel eingehender untersuchen, so bemerken wir, dass seine Zellen nicht alle gleich sind: außer den ungefähr gleich großen Zellen, welche seine Hauptmasse bilden, bemerken wir noch in der Peripherie hier und da zerstreute viel kleinere Zellen (kz). Es sind wohl noch junge Epithelzellen, dieselben Zellen, welche in derselben Lage bei vielen Insekten in der Mitteldarmwand der Imagines beobachtet worden sind, welche RENGEL meiner Ansicht in derselben Lage bei vielen Insekten in der Mitteldarmwand der Imagines beobachtet worden sind, welche RENGEL meiner Ansicht nach ganz richtig als allmähliche Erneuerer der ausdienenden Epi-thelzellen ansieht und als Kryptenzellen bezeichnet. Hier, bei der Larve, dienen sie noch für das Wachsthum der Mitteldarmwand, man beobachtet sie aber auch später, bei der Imago, und dort dienen sie für den Ersatz der ausgedienten Epithelzellen. Die Krypten-zellen entsprechen eigentlich den jungen Imaginalzellen des Mittel-darmes bei der jungen Larve, auf deren Kosten das larvale Epithel regenerirt wird; der Unterschied besteht nur darin, dass bei der Larve während der Metamorphose das larvale Epithel auf einmal zu Grunde geht und zugleich durch das imaginale ersetzt wird, während bei der Imago die einzelnen ausdienenden Epithelzellen durch die jungen langsam und nach und nach ersetzt werden. Wir kehren wieder zu unserem Querschnitte zurück. Auf der Außenfläche des Mitteldarmes sehen wir zerstreute Mesodermzellen,

Wir Kehren wieder zu unserem Querschnitte zurück. Auf der Außenfläche des Mitteldarmes sehen wir zerstreute Mesodermzellen, die noch keine ununterbrochene Schicht gebildet haben; sie sind viel größer geworden und differiren sich theilweise zu Muskelzellen. Bei der weiteren Veränderung des Mitteldarmes wachsen dessen Epithelien noch stärker und seine Wand wird noch dicker; die Reste des alten Epithels sondern sich gänzlich von dem neuen Epithel ab und schwimmen in der Darmhöhle. Einen Medianschnitt dieses Stadiums sahen wir schon auf Fig. 28. Die Reste des Proventriculus befinden sich noch auf ihrer früheren Stätte, und an sie schließen sich die Wände des Mitteldarmes an. Das Vorderende der Mittel-

darmhöhle ist zugespitzt; nur im vorderen Abschnitte ist die Darmhöhle verhältnismäßig weit, nach hinten zu wird sie enger; auf diesem Stadium kommunicirt sie schon mit der Hinterdarmhöhle vermittels eines dünnen Kanals, welcher durch die Mitteldarmwand hindurchgeht. Die Grenzen der Epithelzellen sind auf diesem Präparat undeutlich, und ich habe sie auf der Abbildung nur hier und da schwach angedeutet; in der Peripherie der Epithelschicht sehen wir eine große Anzahl Kryptenzellen (kz). Die neue Intima ist von dem Epithel noch nicht ausgeschieden. Die Reste des larvalen Epithels sind auf dem abgebildeten Abschnitte des Mitteldarmes nicht vorhanden, sie befinden sich etwas weiter nach hinten; wir werden sie bei der Betrachtung des nächsten Stadiums beschreiben, wo sie ein mehr charakteristisches Aussehen haben.

Ich besitze eine Serie von Längsschnitten eines ein wenig älteren Stadiums als das soeben beschriebene; die Masse der Proventriculusreste ist auf diesem Stadium kürzer geworden, und das Lumen des übrigen Mitteldarmes erscheint bis zu einem kaum sichtbaren Kanal verengt. Ich weiß aber nicht, ob das der Wirklichkeit entspricht, oder das Resultat einer Schrumpfung beim Fixiren ist.

Wir gehen zu einem noch späteren Stadium über, dessen Medianschnitt wir schon bei schwacher Vergrößerung auf der halbschematischen Fig. 29 sahen. Wir haben schon oben gesehen, dass auf diesem Stadium die Reste des Proventriculus in die Mitteldarmhöhle gelangen, und dass von jetzt an die unmittelbare Fortsetzung der Vorderdarmwand die Wand des definitiven Mitteldarmes bildet. Der Mitteldarm zerfällt auf diesem Stadium in zwei Abtheilungen, von denen die vordere, kürzere, etwas aufgetrieben, die hintere, längere, verdünnt, in Form eines cylindrischen geraden Rohres, erscheint: der äußeren Form der zwei Mitteldarmabtheilungen entspricht auch der Durchmesser der inneren Höhle - im vorderen ist sie ziemlich weit, im hinteren verjüngt sie sich bis zu einem kaum sichtbaren Kanal, welcher die Reste des larvalen Epithels einschließt; die Mitteldarmwand, welche noch wie früher fast ausschließlich von dem Epithel gebildet wird, ist im vorderen erweiterten Abschnitte dünn, im hinteren, im Gegentheil, sehr dick. Oben haben wir einen Theil dieses Medianschnittes auch bei einer stärkeren Vergrößerung gesehen (Fig. 30) und den Übergang des Vorderdarmes in den Mitteldarm untersucht; wir sehen auf dieser Abbildung auch die Struktur der Mitteldarmwand des vorderen erweiterten Abschnittes; sie bietet uns aber im Vergleich mit Fig. 28 wenig Besonderheiten dar; es

scheint mir, dass die wellenförmige innere Begrenzung des Epithels auf die Schrumpfung des Objektes zurückzuführen ist. Außer den Resten des Proventriculus (pr), welche sich gleich hinter dem Hinterende des Vorderdarmes befinden, sehen wir noch einen anderen ähnlichen Haufen im erweiterten Theile der Mitteldarmhöhle; es ist möglich, dass dieser Haufen nicht dem Proventriculus, sondern den Resten des larvalen Epithels des übrigen Theiles des Mitteldarmes gehört. Auf Fig. 31 ist ein Theil desselben Medianschnittes aus dem verjüngten Abschnitte bei derselben starken Vergrößerung abgebildet. Im Lumen des Darmes, dessen Wand aus ziemlich großen hohen Epithelzellen und einer dünnen äußeren mesodermalen Schicht gebildet ist, sehen wir die Reste der larvalen Epithelzellen (enl) in Form gerundeter körniger Massen; das Chromatin derselben hat den charakteristischen tropfenförmigen Zustand angenommen und färbt sich sehr intensiv. Auf unserer Abbildung sehen wir in jedem Protoplasmaklumpen je eine Chromatinkugel, in anderen Protoplasmaklumpen desselben Schnittes zerfallen sie in mehrere Chromatinkügelchen, wie das auch in den Resten des Proventriculus auf Fig. 30 zu sehen ist. In der Peripherie der Epithelschicht beobachten wir auch die kleinen Kryptenzellen (kz).

Dasselbe Bild stellen uns die Reste des larvalen Epithels auch auf den Querschnitten dar.

Während der folgenden Veränderungen des Mitteldarmes findet eine allmähliche und gleichmäßige Erweiterung desselben statt, wobei die Reste der larvalen Epithelzellen noch früher verschwinden; sie werden wahrscheinlich verdaut. Zugleich scheidet das imaginale Mitteldarmepithel eine neue Intima aus, anstatt der früheren, welche mit dem larvalen Epithel zusammen zu Grunde gegangen ist. Damit beendigen wir die Beschreibung der Metamorphose des Vorder- und Mitteldarmes.

NASSONOW giebt eine Abbildung (Fig. 16) des Hinterendes des Mitteldarmes und des Hinterdarmes einer Lasius-Larve, wo das blinde Vorderende des letzteren mit dem Mitteldarme noch nicht verbunden ist und frei in der Leibeshöhle endet. Obschon ich auch sehr junge Larven untersucht habe, fand ich den Hinterdarm immer mit dem Mitteldarm verbunden.

Wie wir schon in der allgemeinen Übersicht der Anatomie des Darmkanals der jungen Lasius-Larve gesehen haben, zerfällt der Hinterdarm derselben in drei Abschnitte, welche sich anatomisch, sowohl, wie wir es gleich sehen werden, wie auch histologisch von

einander unterscheiden. Ich bezeichne diese drei Hinterdarmabschnitte nach NASSONOW als Dünn-, Dick- und Enddarm. Die Struktur des Hinterdarmes sehen wir unter Anderem auf Fig. 17, welche einen Medianschnitt durch das Hinterende des Mitteldarmes und den Hinterdarm einer eben eingesponnenen Q Lasius-Larve darstellt. Aus dieser Abbildung lernen wir, dass an das blinde Ende des Mitteldarmes (Md) das ebenfalls blinde Ende des Hinterdarmes anwächst; anders gesagt, das Vorderende des Hinterdarmes besitzt an der Anwachsungsstelle eine eigene Wand; dieselbe verschwindet hier nicht, wie es NASSONOW auf Fig. 19 zeichnet. Die an den Mitteldarm anwachsende vordere Wand des vordersten Hinterdarmabschnittes, des Dünndarmes (Fig. 17 dn), besteht aus großen saftigen Zellen embryonalen Charakters, welche allmählich in noch größere Zellen der larvalen MALPIGHI'schen Gefäße (Mpl) übergehen, welche gleich hinter dem Mitteldarme von dem Hinterdarme abgehen. Die seitlichen Wände des cylindrischen Dünndarmes bestehen, wie das auf dem auf Fig. 8 abgebildeten Querschnitte zu sehen ist, aus einer dicken inneren Schicht hoher epithelialer Zellen (ek), welche von außen von kleinen mesodermalen Zellen (me) bedeckt sind; letztere differenziren sich zu Muskelzellen und scheiden kontraktile Substanz aus. Auf der Grenze zwischen der vorderen großzelligen und der seitlichen Wand des Dünndarmes, gleich hinter den larvalen MALPIGHI'schen Gefäßen befindet sich ein Ring kleinzelligen Gewebes, aus welchem die imaginalen MALPIGHI'schen Gefäße (Mpim) herauswachsen, darüber werden wir aber später speciell sprechen. In der Nähe des Überganges des Dünndarmes in den Dickdarm (dk) verjüngt sich das Lumen des ersteren und seine Wand biegt sich nach hinten um, besonders stark von der Bauchseite, so dass die Epithelschicht des Dünndarmes sich lippenförmig in die Höhle des Dickdarmes einstülpt. Die Wand des stark aufgetriebenen Dickdarmes, in welche die umgebogene Wand des Dünndarmes übergeht, erstreckt sich geradlinig nach hinten. Bei der Untersuchung des Dickdarmes auf Querschnitten bemerken wir, dass die Epithelschicht seiner Wand aus alternirenden Streifen resp. Lamellen verschiedener Beschaffenheit besteht; die Lamellen sind alternirend von verschiedener Breite; die breiteren Lamellen bestehen aus sehr großen Zellen und ragen in die Darmhöhle hinein; ihre großen Kerne besitzen eine ziemlich unregelmäßige Form. Diese großzelligen Lamellen werden durch schmale kleinzellige Lamellen von einander getrennt. Eine solche Beschaffenheit der epithelialen Schicht der Dickdarmwand sehen wir auf Fig. 9, welche einen Quer-

schnitt ungefähr durch die Mitte des Dickdarmes darstellt. Auf diesem Querschnitte sehen wir die Schnitte durch sechs großzellige Lamellen (hl) und eben so viel mit ihnen alternirende schmälere Lamellen (him), aus kleinen Zellen bestehend; die Querschnitte dieser letzteren Lamellen haben hier annähernd die Form von Dreiecken, welche mit ihrer Spitze zur Darmhöhle, mit der Basis nach außen, gekehrt sind. Obschon die großzelligen Lamellen eine annähernd gleiche Länge besitzen, ziehen sie sich nicht alle gleich weit nach hinten, nämlich die zur Bauchseite gekehrten enden viel früher als. die Rückenlamellen; das geschieht desshalb, weil, wie ich das schon bemerkte, die Grenze des Dünn- und Dickdarmes von der ventralen Seite eine starke Falte nach vorn macht, so dass die großzelligen Lamellen stark nach vorn gerückt sind. Wenn wir desshalb in der Richtung von vorn nach hinten auf einander folgende Querschnitte untersuchen, so werden wir endlich solche Querschnitte treffen, wie einer auf Fig. 10 abgebildet ist, wo dem Dickdarm mit seinen wie einer auf Fig. 10 abgebildet ist, wo dem Dickdarm mit seinen großzelligen Lamellen nur ein Theil der Darmwand gehört. Hier sehen wir Querschnitte von nur drei großzelligen Lamellen; der übrige Theil der Darmwand gehört dem Enddarm. Die Epithelschicht des letzteren zeichnet sich, wie das auf der Abbildung zu sehen ist, durch ihre Dünne aus; auf dem abgebildeten Querschnitte sind die Zellgrenzen des Epithels des Enddarmes undeutlich, weiter nach hinten kann man sie aber besser unterscheiden; es sind ganz kleine Zellen. Der Enddarm, welcher mit der Analöffnung (Fig. 17 a) endet, besitzt eine konische Gestalt, mit dem Dickdarm zusammen eine kolbenförmige; im Querschnitt bekommt das Lumen des Enddarmes. je näher man an die Analöffnung kommt, eine mehr und mehr aus-geprägte schlitzförmige Gestalt, wobei der Schlitz in der queren Richtung ausgezogen ist. Eigentlich unterscheidet sich das Epithel des Enddarmes von dem des Dickdarmes nur dadurch, dass es gleichartig ist und nur aus kleinen Zellen besteht, welche mehr oder weniger den Zellen der kleinzelligen Lamellen des Dickdarmes ähn-lich sind. Von außen sind alle drei Hinterdarmabschnitte von zerstreuten Mesodermzellen bedeckt, welche besonders dicht um den Enddarm herum liegen; an der Außenfläche der großzelligen Lamel-len liegen sie am spärlichsten. Die Mesodermzellen der Hinterdarm-wand wandeln sich in Muskelzellen um und scheiden die kontraktile Substanz aus; besonders gut ist das an der Enddarmwand zu sehen, wo die Muskelfasern sich ringförmig ordnen; so sehen wir auf Fig. 10 bei x einen Myoblast, welcher eine zum Epithel zugekehrte

Schicht scharf ausgeprägter quergestreifter kontraktiler Substanz ausgeschieden hat; eine Anzahl Muskelfasern beobachten wir auch bei y. Weiter nach hinten wird die Zahl der ringförmig geordneten Muskelfasern eine sehr beträchtliche.

Der End- und Dünndarm der Lasius-Larve, mit Ausschluss der vordersten Wand des letzteren, gehen allmählich in die entsprechenden Darmabschnitte der Imago über, nur der Dickdarm unterliegt einer Metamorphose, welche darin besteht, dass die großzelligen Lamellen desselben zu Grunde gehen; die kleinzelligen Lamellen wachsen dabei in die Breite und ersetzen die großzelligen. Schon bei einer Larve, welche ein wenig älter ist, als die, welche uns als Ausgangspunkt für die Beschreibung diente, sehen wir den Process der Metamorphose des Dickdarmes (Fig. 34) merkbar fortgeschritten. Der Querschnitt hat den Übergang des Dickdarmes in den Enddarm, also den Abschnitt, wo keine großzelligen Lamellen vorhanden sind. getroffen; der breiteste Abschnitt der dünnen Wand (r) auf der Abbildung gehört größtentheils dem Enddarme. Die großzelligen Lamellen (hl) degeneriren; sie haben sich zusammengezogen und ihre Zellgrenzen sind verschwunden; im Gegentheil, die kleinzelligen Lamellen (him) wachsen stark in die Breite; ihre Zellen sind sehr gleichartig, mit gerundeten Kernen und mit gut unterscheidbaren Zellgrenzen. Die Untersuchung der ganzen Reihe von Querschnitten durch den Dickdarm zeigt uns, dass die großzelligen Lamellen sich auch in ihrer Länge verkürzt haben. Die folgende Veränderung der großzelligen Lamellen besteht darin, dass sie mehr und mehr zusammenschrumpfen und sich dabei in die Darmhöhle einstülpen. Dieser Vorgang geht ziemlich langsam vor sich, und bei einer in ihrer äußeren Form fast ganz ausgebildeten aber noch weißen Puppe nehmen die Reste der großzelligen Lamellen noch Theil an der Begrenzung der Darmhöhle. Wie stark dabei die Reste der großzelligen Lamellen sich zusammenziehen, sehen wir auf Fig. 35, auf welcher ein Schnitt durch die Reste einer großzelligen Lamelle einer solchen Larve abgebildet ist; die Schnittebene geht in der Längsrichtung zum Darme. Der Rest der großzelligen Lamelle stellt hier eine kleine in das Darmlumen sich einstülpende Protoplasmamasse (hl) mit stark degenerirten Kernen dar, deren Chromatin sehr grob und ungleichmäßig gekörnelt ist; die dünnen Epithelwände (him) zu den beiden Seiten der degenerirenden Masse sind die in die Breite ausgewachsenen kleinzelligen Lamellen; an der Außenfläche der Epithelschicht beobachten wir eine Ansammlung kleiner noch indiffe-

443

# Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus.

renter gerundeter Mesodermzellen (me), welche sich in besonders großer Anzahl an den Resten der großzelligen Lamellen ansammeln. Einen eben solchen Charakter besitzen auch die übrigen Reste der großzelligen Lamellen, welche als kleine Inselchen von den stark in die Breite auswachsenden kleinzelligen Lamellen umgeben werden. Später trennen sich die von dem kleinzelligen Epithel zusammengepressten Reste der großzelligen Lamellen ganz von der Darmwand ab, wobei sie von dem auswachsenden kleinzelligen Epithel allmählich ersetzt werden und gelangen somit in die Darmhöhle, von wo sie wahrscheinlich nach außen ausgeworfen werden. - Mit dem Schwinden der großzelligen Lamellen schwindet auch der Unterschied in der Zusammensetzung der Wand des Hinterdarmabschnittes, welchen wir als Dickdarm bezeichneten, und der des Enddarmes; der Form nach kann man auch jetzt, wie früher, nicht eine Grenze zwischen Dick- und Enddarm feststellen: der Dickdarm ist der weiteste Abschnitt des Hinterdarmes, geht aber in den Enddarm ganz allmählich über. Später tritt eine Differenzirung der beiden hinteren Darmabschnitte wieder auf; näher verfolgte ich aber den Vorgang nicht.

Es bleibt uns noch übrig, der MALPIGHI'schen Gefäße zu gedenken. Wir sahen schon oben, dass bei der jungen Larve die larvalen MALPIGHI'schen Gefäße gleich hinter dem Mitteldarme von dem großzelligen Gewebe (Fig. 17) abgehen, welches die vorderste, an den Mitteldarm anwachsende Wand des Hinterdarmsackes bildet. Auf der genannten Abbildung sehen wir nur ein einziges larvales Malрідні sches Gefäß (Mpl), welches der entsprechende Medianschnitt getroffen hat, es sind aber deren im Ganzen vier, und man sieht sie alle auf der schematischen Textfig. 14 p. 419; diese Textfigur gehört zu demselben Medianschnitt, welcher auch auf der Fig. 17 abgebildet ist, und welcher nur ein MALPIGHI'sches Gefäß getroffen hat, das auf der Figur mittels einer ununterbrochenen Linie dargestellt ist; hier sind die übrigen drei Gefäße mittels punktirter Linien schematisch eingezeichnet. Wie wir das auf dem auf Fig. 17 abgebildeten Längsschnitte sehen, welcher ein MALPIGHIsches Gefäß (Mpl) fast der ganzen Länge nach getroffen hat, zeichnen sich die larvalen MALPIGHI'schen Gefäße durch ihre ungemeine Massigkeit aus: es sind ziemlich kurze cylindrische Röhren mit engem Lumen und dicker Wand, welche aus einer einzigen Schicht ungemein großer saftiger Zellen besteht. Wenn wir eine Reihe von Querschnitten durch ein larvales MALPIGHI'sches Gefäß untersuchen, von denen einer auf Fig. 36 bei ziemlich starker Vergrößerung

abgebildet ist, so bemerken wir, dass das Lumen des Gefäßes im Querschnitt größtentheils die Form eines dreiachsigen Spaltes darstellt, wie das auf der genannten Figur zu sehen ist. Der Raum zwischen beiden Spalten wird von einer einzigen Zelle ausgefüllt; im Allgemeinen sind sie polyedrisch, und nur die nach außen gekehrte Fläche stellt eine Cylinderebene dar; die Zellen der Gefäße enthalten große gerundete Kerne, welche fein granulirt sind; außer diesen gleichgroßen Granula finden sich aber noch unregelmäßige größere Klumpen einer ebenfalls gut färbbaren Substanz. Das Lumen der Gefäße ist von einer feinen Intima (Fig. 36 i) ausgekleidet; von außen sind sie ganz nackt, ohne eine Spur anliegender mesodermaler Zellen.

Ich habe schon oben bemerkt, dass sich gleich hinter der Ursprungsstelle der larvalen MALPIGHI'schen Gefäße ein Ring kleinzelligen Gewebes befindet, aus welchem die imaginalen MALPIGHI'schen Gefäße herauswachsen. Den Anfang dieses Vorganges bemerken wir schon bei der eben eingesponnenen Larve; so, auf Fig. 17, sehen wir unmittelbar hinter dem larvalen Malpighi'schen Gefäß einen kleinen hügelförmigen kleinzelligen Auswuchs (Mpim), welcher nichts Anderes als die erste Anlage eines imaginalen Gefäßes darstellt. Eine ähnliche Anlage sehen wir bei stärkerer Vergrößerung, auch auf einem Längsschnitt, auf Fig. 18 Mpim; oben links sehen wir einen anliegenden Abschnitt der großzelligen vorderen Hinterdarmwand, unten rechts einen kleinen Abschnitt der seitlichen Wand des Dünndarmes; zwischen diesen beiden Abschnitten befindet sich die sich nach außen ausstülpende Anlage des imaginalen MALPIGHI'schen Gefäßes (Mpim), welche ein Häufchen kleinzelligen Gewebes darstellt; von der Darmhöhle aus geht zu der Anlage ein Kanal, welcher durch die Grenze zwischen dem vorderen großzelligen Gewebe und der seitlichen Wand des Dünndarmes hindurchgeht; von außen ist die Anlage des imaginalen MALPIGHI'schen Gefäßes mit einer ziemlich dicken kuppelförmigen Schicht mesodermalen Gewebes bedeckt. Während die Zahl der larvalen MALPIGHI'schen Gefäße nur vier ist, ist die Zahl der Anlagen der imaginalen Gefäße eine sehr beträchtliche.

Die larvalen MALPIGHI'schen Gefäße, sowohl wie die vordere großzellige Wand des Hinterdarmes, aus welcher sie hervorgehen, unterliegen einer allmählichen Degeneration, ohne jeglichen Antheil von Phagocyten. Dieser Vorgang geht in der Weise vor sich, dass die larvalen MALPIGHI'schen Gefäße sich zusammenziehen und

445

# Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus.

die sie zusammensetzenden Zellen sich allmählich auflösen; zur gleichen Zeit durchläuft das Chromatin der letzteren den Zustand der Chromatolyse; endlich lösen sich die Zellen gänzlich in der Leibeshöhlenflüssigkeit auf. Wie stark sich die Zellen der Gefäße zusammenziehen, sehen wir beim Vergleich der Figg. 37 und 38 mit Fig. 36, welche alle bei einer und derselben Vergrößerung dargestellt sind. Auf Fig. 37 ist der Rest einer einzigen abgelösten Zelle eines larvalen MALPIGHI'schen Gefäßes abgebildet: der Rest hat eine kugelförmige Form angenommen; rechts beobachten wir den degenerirenden, im Querschnitt sichelförmigen Kern, von welchem oben sich zwei Kügelchen abgetrennt haben; links befinden sich im Protoplasma einige Vacuolen. Auf Fig. 38 ist ein noch kleiner gewordener Rest einer solchen Zelle dargestellt, deren Chromatin ebenfalls einen kugelförmigen Zustand angenommen hat. Dass die beschriebenen isolirten Zellenreste nichts Anderes als die Reste der Zellen der larvalen MalpigHi'schen Gefäße darstellen, können wir nicht zweifeln; wir schließen das daraus, dass die Zellenreste hier und da ihren Zusammenhang mit einander noch beibehalten und eine reihenförmige Anordnung mehr oder weniger besitzen, andererseits schwimmen die Zellenreste in demselben Gebiet, wo sich die larvalen MALPIGHI'schen Gefäße befanden.

Die Degeneration der larvalen MALPIGHI'schen Gefäße geht äußerst langsam vor sich und ihre letzten Reste verschwinden nur kurz vor der definitiven Ausbildung der Organe.

Der Kommunikation der Höhle des Mittel- und Hinterdarmes haben wir schon oben gedacht.

Ich schließe damit die Beschreibung der Metamorphose des Darmkanals bei Lasius ab. Obschon dieselbe im Einzelnen viele Besonderheiten darbietet, ist sie principiell dieselbe, wie bei den Dipteren und anderen darauf mehr oder weniger untersuchten Insekten, in so fern der imaginale Darmkanal sich aus gewissen überbleibenden Theilen des larvalen Darmkanals ausbildet. Es gelang mir leider nicht die Metamorphose des Vorderdarmes vollständig zu ermitteln, wesshalb ein Vergleich derselben mit der bei anderen Insekten nur sehr unvollständig sein kann. Die größte Ähnlichkeit mit der Metamorphose bei den Dipteren bietet bei Lasius die Metamorphose des Mitteldarmepithels, nur der vollständige Untergang des Proventriculusepithels stellt eine Besonderheit dar; ferner giebt es bei den jungen Lasius-Larven keine ausgebildete Mitteldarmmuscularis, die sich nur später ausbildet, wogegen sie bei den

Musciden schon früh gut entwickelt ist und von den Phagocyten bis auf wenige Imaginalzellen aufgefressen wird. Bekanntlich sind im Hinterdarme der Musciden, und nach KOWALEVSKY auch bei Hyponomeuta, nach GANIN bei Lithocolletis und Tenebrio zwei Imaginalringe angelegt, welche für die Regeneration des Hinterdarmepithels dienen; der vordere Imaginalring liegt fast unmittelbar hinter der Einmündungsstelle der Malpighi'schen Gefäße, der hintere in der Analöffnung. Bei Lasius ist die Metamorphose des Hinterdarmes viel einfacher, da bei ihm außer der vorderen Wand des Hinterdarmsackes, welche ihrem Charakter nach mehr zu den larvalen MALPIGHI'schen Gefäßen gehört, nur die großzelligen epithelialen Lamellen des Dickdarmes zu Grunde gehen; der Untergang der letzteren geschieht dabei ohne Thätigkeit von Phagocyten, welche bei der Wegschaffung der degenerirenden Hinterdarmtheile bei den Musciden eine so große Rolle spielen. Die imaginalen MALPIGHIschen Gefäße haben bei Lasius mit den larvalen nichts zu thun; sie entstehen ganz von Neuem. Welcher Art die Umwandlungen derselben bei anderen Insekten sind, ist aus den bisherigen Angaben noch nicht genau zu ersehen. Nach van REES möchte hier bei den Musciden »mehrfach eine Regeneration von Larvenzellen durch Theilung, andererseits aber auch ein Zerfall dieser Elemente in Frage kommen«.

Nach der Behandlung des Darmkanals gehen wir zu den Spinndrüsen über, welche scheinbar den Speicheldrüsen der Museiden homolog sind. Sie sind am kräftigsten während der Bildung des Kokons entwickelt. Sie fangen am zweiten Unterkieferpaar mit einem dünnen Rohr an, welches sich später in zwei kräftige Seitenäste spaltet; jeder dieser Äste biegt sich gewöhnlich während seines Verlaufes zweimal in entgegengesetzter Richtung um und reicht annähernd bis zum Übergang des Mitteldarmes in den Hinterdarm. Die Seitenäste sind gewöhnlich nicht ganz symmetrisch in ihren einzelnen Theilen; wir wollen ihre Form auf den zwei nebenstehenden schematischen Abbildungen (Textfig. 15) studiren, welche ihre Seitenansicht darstellen. a stellt den größten Theil des rechten, b des linken Astes dar; die zwei Pfeile rechts weisen auf die Richtung hin, in welcher sich die beiden Äste fortsetzen, bis sie sich zum unpaaren Rohr vereinigen. Auf der Abbildung a sehen wir, dass das wagerechte Anfangsrohr des rechten Astes in einer gewissen Stelle sich nach oben und hinten richtet; auf der Übergangsstelle bildet das wagerechte Rohr eine kleine ebenfalls wage-

447

#### Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus.

rechte blinde Fortsetzung; der schiefe Theil des Rohres richtet sich bald nach vorn und dann wieder nach hinten; auf der einen und der anderen Umkehrungsstelle bilden sich wieder röhrenförmige Auswüchse, von welchen der erste gerade nach hinten, der zweite nach vorn zieht; besonders stark ist der erste Auswuchs entwickelt, welcher den am weitesten nach hinten reichenden Theil des Astes bildet. Der linke Ast *b* unterscheidet sich bei dieser Larve vom rechten eigentlich nur dadurch, dass hier auf der Übergangsstelle des anfänglichen wagerechten Rohres in das schiefe der kleine Fortsatz fehlt.



Textfig. 15.

Die Untersuchung der Spinndrüsen auf Querschnitten zeigt uns, dass sie in ihrem histologischen Charakter ungemein den larvalen MALPIGHI'schen Gefäßen ähnlich sind, nur sieht das Protoplasma der letzteren homogener und durchsichtiger aus; dabei ist auch der Durchmesser der beiden Röhrenarten ein gleicher. Somit ist die Wand der Spinndrüsenröhren aus einer Schicht großer Zellen gebildet, deren Zahl im Querschnitt eine sehr geringe ist; die Kerne der Zellen sind groß und gerundet. Eine innere Intima ist sehr undeutlich; außen sind die Röhren nackt. Das entworfene Bild entspricht der Struktur des am meisten funktionirenden Theiles der Drüse; der vorderste Theil des unpaaren Rohres, welcher wahrscheinlich mehr als Ausführungsgang dient, ist viel dünner, seine Zellen sind kleiner und im Querschnitt in einer beträchtlicheren Anzahl vorhanden. Das Lumen der Spinndrüse ist am weitesten bald hinter der Spaltung in die zwei Seitenäste; zur gleichen Zeit sind hier auch die Drüsenzellen am flachsten; wir sehen diese Verhältnisse

auf Fig. 39, welche einen Querschnitt aus dem entsprechenden Abschnitt einer Spinndrüse einer eben eingesponnenen Q Lasius-Larve darstellt. Weiter nach hinten wird der Durchmesser des Lumens kleiner, wobei er aber in verschiedenen Abtheilungen der Drüse Schwankungen unterworfen ist. Auf Fig. 40 ist ein Querschnitt durch einen Ast der Spinndrüse derselben Larve dargestellt, welcher seiner Lage nach annähernd der Mitte der Abbildungen der Textfig. 15 entspricht. Wie auf der Figur zu sehen ist, ragen die vier Zellen des Querschnittes in das Lumen des Rohres stark hinein, so dass das Lumen im Querschnitt annähernd eine Kreuzfigur bekommt. Schon auf diesem Querschnitt bemerken wir, dass die Kerne der Drüsenzellen einen degenerativen Charakter annehmen; das kann uns nicht wundern, denn nach der Bildung des Kokons ist die Funktion der Drüse schon vollendet, und sie befindet sich jetzt auf dem Wege zum Untergang. Das Protoplasma der Drüsenzellen ist vacuolisirt.

Der Modus des Unterganges der Spinndrüsen ist bei Lasius derselbe wie der der larvalen MALPIGHI'schen Gefäße. Der Vorgang der Degeneration dauert auch hier sehr lange, und die letzten Reste der degenerirenden Drüsenzellen verschwinden zu der Zeit, wenn der imaginale Darm sich in seine definitiven Abschnitte differenzirt.

Während der Degeneration der Spinndrüsen verschwindet bald das Lumen derselben, sowie die Grenze der Drüsenzellen, und es bilden sich solide Plasmastränge, welche degenerirende Kernreste enthalten. Ein solches Bild sehen wir auf Fig. 41. Diese Figur ist derselben Serie entnommen, welcher Fig. 33 gehört; das Protoplasma enthält eine große Anzahl kugelförmiger Vacuolen, welche stellenweise, auf anderen Schnitten, das Protoplasma fast verdrängen; die Kerne dieses Schnittes, besonders die zwei unteren, zeigen eine stark ausgeprägte Degeneration: an der nach innen gekehrten Seite bilden sie unregelmäßige Auswüchse, zwischen denen sich gerundete Ausschnitte befinden; außerdem zeigen die Kerne eine grobe Körnelung und färben sich sehr intensiv. - Fig. 42 zeigt uns endlich das letzte Stadium des Unterganges der Drüsenzellen. Die Plasmastränge sind schon größtentheils zerfallen und die Plasmareste fließen aus einander. Auf dem abgebildeten Schnitte, welcher zur früheren Längsachse der Drüse in querer Richtung geführt ist, sehen wir drei Stadien der Degeneration der Kerne: der große Kern links hat noch ein fast normales Aussehen, der mittlere Kern unten ist stark degenerirt und stellt einen zusammengeschrumpften Ballen dar,

endlich rechts und oben beobachten wir Kügelchen chromatischer Substanz verschiedener Größe, welche von einem oder zwei zu Grunde gegangenen Kernen stammen; drei kleine Kügelchen liegen noch in den gemeinschaftlichen, ebenfalls verfallenden Protoplasmaresten, die übrigen, in kleine kugelförmige Protoplasmareste eingeschlossen, liegen nebenbei isolirt; die Chromatinkügelchen färben sich mit Hämateinalaun tiefblau. Während der folgenden Entwicklung der Larve verschwinden auch diese Reste der degenerirenden Spinndrüsen gänzlich, wobei sie sich im Blutplasma auflösen.

Der unpaare vordere Abschnitt der Spinndrüse zeigt auch eine Degeneration; ob er gänzlich zu Grunde geht, oder, vielleicht, sein vorderster, der äußeren Mündung unmittelbar anliegender Theil sich in die »Speichel- oder Brustdrüsen« Nassonow's regenerirt, weiß ich nicht

Die Speicheldrüsen der Musciden, welchen die Spinndrüsen der Ameisen scheinbar homolog sind, haben bei den Larven ein ähnliches Aussehen. Ein unpaarer dünner Abschnitt verzweigt sich bei ihnen in zwei seitliche Äste, wie bei den Ameisen, dieselben stellen aber gerade Röhren, ohne Windungen und Fortsätze dar, welche dabei der Länge nach ungleichartig gebaut sind; sie fangen mit einem kurzen dünnen Abschnitt an, welcher seinem Charakter nach die Fortsetzung des unpaaren Ausführungsganges darstellt; dieser dünne Abschnitt geht plötzlich in einen dicken über, dessen Wand, wie bei den Ameisen, aus einer Schicht sehr großer Drüsenzellen besteht. Wie es Kowalewsky gezeigt hat, geht bei den Musciden der dicke drüsige Abschnitt der Speicheldrüsen während der Metamorphose bis auf je zwei basale Imaginalringe zu Grunde. Diese Imaginalringe befinden sich auf der Übergangsstelle des dünnen Abschnittes in den dicken drüsigen und regeneriren sich später. Im Gegentheil zu den Ameisen geht aber bei den Musciden der drüsige Theil nicht selbständig, auf dem Wege der Chromatolyse, zu Grunde, sondern wird von den Phagocyten aufgefressen.

Das Herz, dessen inniger Beziehung zum Vorderdarme bei der jungen Larve ich schon oben gedacht habe, entwickelt sich ganz allmählich, ohne Metamorphose. Zu beiden Seiten desselben liegen schon bei der jungen Larve die großen Perikardialzellen. Ihr Entstehungsherd bildet eine Reihe kleiner mesodermaler Zellen, welche dicht an der Wand des Herzrohres an der zum Darme gekehrten Seite liegen, und mit welchen sie mittels ganz allmählicher Über-Zeitschrift f. wissensch, Zoologie, LXIV, Bd.  $\overline{29}$ 

gänge verbunden sind. Die sich entwickelnden Perikardialzellen gehen nach beiden Seiten aus einander, wobei sie annähernd in je zwei Ebenen liegen bleiben, die in einiger Tiefe unter der äußeren Oberfläche des Rumpfes liegen. Die Perikardialzellen sind sehr große gerundete körnige Zellen mit einem verhältnismäßig kleinen Kerne; sie bieten eine gewisse Ähnlichkeit mit großen Phagocyten dar, von denen noch weiter die Rede sein wird, dennoch können sie, wie wir das sehen werden, von denselben leicht unterschieden werden.

Wir gehen jetzt zur Frage, welche die interessanteste in der ganzen Insektenmetamorphose ist, deren Lösung aber zugleich die größten Schwierigkeiten bietet, zur Frage nach der Metamorphose des Muskelsystems.

Bekanntlich beobachtete schon WEISMANN die Metamorphose des Muskelsystems bei den Dipteren, mit den damaligen Untersuchungsmethoden war es ihm aber unmöglich den Vorgang näher zu untersuchen. Die Neubildung des Muskelgewebes sah er als eine freie Zellbildung an, eine Annahme, welche mit den damaligen theoretischen Anschauungen in vollem Einklang stand. Eine große Rolle mussten dabei besondere körnige Gebilde spielen, welche WEISMANN Körnchenkugeln nannte, und welche er als eigenartige Produkte des Zerfalles der Puppenorgane ansah.

Schon GANIN sprach die Vermuthung aus, dass bei der Zerstörung der Muskeln bei der Fliege amöboide mesodermale Zellen eine aktive Rolle spielen, den Vorgang der Zerstörung der Muskeln bei der Fliege erklärte aber vollständig erst KOWALEWSKY, welcher nachwies, dass die Zerstörung der Muskeln, sowie anderer dem Untergange unterliegender Organtheile, bei derselben in Folge eines Auffressens von Seiten der Leukocyten (Phagocyten) geschieht, welche schon WEISMANN beobachtete, und welche er als Körnchenkugeln benannte, deren Rolle aber von ihm unrichtig verstanden wurde. KOWALEWSKY zeigte, dass das Auffressen des Muskelgewebes von den Phagocyten ähnlich wie die Ernährung der Amöben geschieht, wobei die Phagocyten Stücke der kontraktilen Substanz (Sarkolyten), sowohl wie die Muskelkerne selbst, in sich aufnehmen und verdauen. Das schließliche Schicksal der Phagocyten bei der Fliege blieb bis jetzt noch unbekannt. Der genannten Zerstörung (Histolyse) unterliegen nach KOWALEWSKY bei Musca alle Muskeln ohne Ausnahme, so dass die Neubildung (Histogenese) derselben ganz unabhängig von

451

# Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus.

den larvalen Muskeln geschehen muss. KOWALEWSKY vermuthet, dass bei der Entwicklung des imaginalen Muskelgewebes gewisse anfänglich isolirte Mesodermzellen sich allmählich in Stränge vereinigen und in solcher Weise die Anlage eines künftigen Muskels bilden.

Die Frage nach der Neubildung des Muskelgewebes gehört überhaupt zu den verwickeltsten Fragen in der ganzen Insektenmetamorphose und, ungeachtet der beharrlichen Untersuchungen der Forscher, kommt sie auch in den letzten Jahren zu keiner völlig befriedigenden Lösung.

VAN REES, dessen Arbeit bald nach der KOWALEWSKY'S erschien, und dasselbe Objekt behandelt, machte einen weiteren Schritt. Wir formuliren seine Ansichten mit den Worten KOROTNEFF'S (92):

- 1) »Es giebt drei Paar Larvenmuskeln, welche durch eine besondere Umbildung zur Anlage der Brustmuskeln werden und
- 2) sämmtliche in den künftigen Primitivbündeln (Muskeln) gelegenen Kerne stammen von den ursprünglichen Kernen der einstigen Larvenmuskeln ab.«

Aber »eine eingehende Analyse der Beobachtungen, welche zu den erwähnten Postulaten geführt haben«, beweist, wie das KOROT-NEFF richtig bemerkt, dass Vieles VAN REES unklar geblieben ist. Ich werde die nachfolgenden Worte KOROTNEFF's anführen: »Die Sache steht so: die drei Muskelpaare, die als Larvenmuskeln erwähnt sind, unterscheiden sich von allen anderen nicht nur durch ihre längere Widerstandsfähigkeit gegen die Angriffe der Leukocyten, sondern durch die Lage und Form ihrer Kerne: diese werden kugelförmig und dringen ins Innere der Muskelsubstanz. »Es scheint somit«, sagt VAN REES, »als wenn die nicht differenzirten Protoplasmareste des Muskels sich mit der kontraktilen Substanz vermischt haben« (!). Dieser Veränderung der Muskeln bleiben die Leukocyten ganz und gar fremd, und die Degeneration geschieht ohne jeden Antheil derselben.«

»Hier wäre zu erwähnen, dass in der Leibeshöhle der Musca drei Arten von Zellen vorkommen: Leukocyten, Mesenchymzellen und Körnchenkugeln. Die Mesenchymzellen umgeben die Muskeln, eine dichte Scheide um diese bildend. Weiter scheint es so zu sein, dass jeder der drei persistirenden Muskeln einige durch Theilung entstandene Plasmastränge (!), die in eine Mesenchymzellenmasse eingebettet sind, ausbildet. VAN REES schließt seine Beschreibung mit folgenden Worten: »Aus den durch mächtiges Mesenchym getretenen

Plasmasträngen sind nun die eng an einander liegenden konstituirenden Theile der definitiven Flügelmuskeln entstanden.«

KOROTNEFF bemerkt richtig, dass nach dieser Darstellung sich uns eine Reihe von Fragen aufdrängt:

- 1) »Da die definitiven Muskelkerne von den Kernen der Larvenmuskeln direkt abstammen, was ist die eigentliche Rolle, welche die Mesenchymzellen und ihre Kerne bei der Ausbildung der Imagomuskeln spielen?
- 2) Wo und in welcher Weise entstehen die Muskelfibrillen? Die Plasmastränge, die nach VAN REES daran Antheil nehmen müssen, sind sehr fragliche und ganz exklusive Bildungen.
- 3) Wie entstehen die übrigen Muskeln des Körpers? Wenn es nach dem Princip von KOWALEWSKY geschieht, so sind also die Plasmastränge vollständig entbehrliche Bildungen und die Entwicklung der übrigen Muskeln der Imago ist ganz und allein den Mesenchymzellen zu verdanken. Diese so sonderbare und zweifache Entstehung der Muskeln bei derselben Form scheint mir kaum annehmbar zu sein.«

Die erste befriedigende Lösung der Frage nach der Metamorphose des Muskelsystems bei den Insekten verdanken wir KOROT-NEFF, welcher den Vorgang bei Tinea untersuchte. Da dieselbe zu den Lepidopteren gehört, bei welchen die Metamorphose längere Zeit dauert, so sind die dabei stattfindenden histologischen Veränderungen weniger eingreifend, aber desto verständiger, als bei den Dipteren<sup>1</sup>. Die Auffassung der Muskelmetamorphose, zu der KOROTNEFF gelangt, steht mit den allgemeinen theoretischen entwicklungsgeschichtlichen Anschauungen in vollem Einklang. Wir wiederholen seine kurze, aber desto verständlichere Darstellung wörtlich:

»Die Hauptzüge der Metamorphose der Motte sind folgende:

1) Die Abwesenheit von besonderen Mesenchymzellen in der Larve; die Leibeshöhle enthält nur Leukocyten und Körnchenkugeln;

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> In meiner vorläufigen Mittheilung wiederhole ich die Worte KOROT-NEFF's »da dieselbe zu den Lepidopteren gehört, welche eine weniger komplete Metamorphose durchlaufen etc. .....« Das ist unrichtig; die Metamorphose der Lepidopteren ist keineswegs einfacher als die der Dipteren, und wir müssen hier den Unterschied in dem Charakter der Metamorphose in einem anderen Momente suchen, nämlich in der verschiedenen Dauer der Metamorphose.

453

## Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus.

- 2) die Leukocyten nehmen absolut keinen Antheil an der Degeneration der Gewebe<sup>1</sup>;
- 3) die Entstehung aller Imaginalmuskeln ist als Reformation der Larvenmuskeln anzusehen;
- 4) im Thorax gehen einige Muskeln zu Grunde, und nur die drei Paar von van REES erwähnten Muskeln transformiren sich in die definitive Brustmuskulatur der Motte.«

»Die Resorption der Muskeln geschieht in folgender Weise: der fibrilläre Theil wird körnig und zieht sich zusammen; die Kerne vermehren sich hauptsächlich an einer Seite des Muskels. Zum Schluss bekommt der in Veränderung begriffene Muskel ein ganz besonderes Aussehen: er besteht aus einem faserigen und körnigen Theil, die einander parallel ziehen; anders gesagt, es bildet sich der von vielen Autoren in der Pathologie beschriebene Kernstrang. Zu derselben Zeit resorbirt sich und schmilzt das Primitivbündel ohne. wie gesagt, jeden Antheil der Leukocyten, die bei der Motte nie durch das Sarkolemma des Muskels hineindringen. Der Kernstrang trennt sich bald von dem Muskel ab und fängt an sich von der Oberfläche zu entfernen; er producirt bald, während er noch dem Primitivbündel gehört, neue Fibrillen, die anfänglich kaum zu unterscheiden sind; wenn er sich aber ganz und gar abgetrennt hat, erscheinen die Fibrillen als besondere rhomboidale Bildungen, die im Plasma des Kernstranges zwischen den Kernen eingebettet sind. Bei einem Längsschnitte bilden die beiden Muskeln, der frühere, der atrophirt ist, und der, welcher neu sich entwickelt hat, zwei parallele Streifen, welche neben einander dem Ektoderm anhaften und zwei verschiedene Sehnen, die durch Längstheilung entstanden sind, besitzen.«

»Bei einer Tinea-Puppe, die bedeutend vorgerückt und braun

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Hier begegnen wir bei KOROTNEFF einem Widerspruch, auf welchen ich in meiner vorläufigen Mittheilung nicht hingewiesen habe. Nachdem er nämlich gesagt hat ».... die Leibeshöhle enthält nur Leukocyten und Körnchenkugeln«, sagt er gleich: »die Leukocyten nehmen absolut keinen Antheil an der Degeneration der Gewebe«. Bekanntlich werden die Zellen, welche WEIS-MANN als Körnchenkugeln bezeichnete, und welche diese Bezeichnung auch in der gegenwärtigen Litteratur beibehalten haben, als vollgefressene Phagocyten resp. Leukocyten angesehen; wenn aber Phagocytose nicht stattfindet, wie können dann Körnchenkugeln existiren? Was sollen dann die »Köunchenkugeln« bei der Motte sein? Es sollen wohl Zellen des Fettkörpers sein, die wegen der großen Anzahl von Fetttröpfchen auch in einem gewissen Sinne körnig aussehen.

geworden ist, findet man schon keine Spur von Larvenmuskeln, die sich Schritt für Schritt verkleinert haben und endlich resorbirt worden sind; anstatt dessen trifft man an Querschnitten bedeutende, sich stark mit Hämatoxylin färbende Flecken, die einen Ausdruck der Kernstränge vorstellen, in denen die Muskelfibrillen sich schon angelegt haben. Bei der weiteren Entwicklung der definitiven Muskeln sammeln sich die Muskelfibrillen in Bündeln, die an Querschnitten von Muskelkernen umsäumt sind. Es kommt dabei vor, dass jeder große Muskel in mehrere Bündel zerfällt, und alle diese sind von einander durch Kerne getrennt.«

Zum Typus der Muskelmetamorphose bei Tinea gehört nach RENGEL auch die bei Tenebrio. Am Schlusse seiner Arbeit, welche der Metamorphose des Mitteldarmepithels des genannten Käfers gewidmet ist, macht er eine kurze Bemerkung, dass die Muskeln von Tenebrio »einem allmählichen Verfall unterliegen, ohne dass dabei ein aktives Eingreifen beweglicher Zellen nöthig wird«.

Nach dieser historischen Übersicht gehe ich zu meinen eigenen Untersuchungen der Muskelmetamorphose bei den Ameisen über.

Wir fangen mit einer eben eingesponnenen Q Lasius-Larve an. Wenn wir die Querschnitte derselben durchmustern, so beobachten wir hier und da Querschnitte von Muskeln, resp. Muskelfasern, welche ein Bild darstellen, wie uns ein solches Fig. 48 repräsentirt. Das ovale Gebilde unten (cs), auf der Abbildung von hellgrauer Farbe, ist die kontraktile Substanz, welche hier, wie auf den folgenden Abbildungen schematisch gleichartig dargestellt ist. Das sichelförmige, etwas mehr dunkel gefärbte Gebilde (p), welches von oben die kontraktile Substanz umhüllt, ist das Protoplasma des Myoblasten (*lmb*); im Inneren des Protoplasmas sehen wir den auf dem Querschnitt ebenfalls sichelförmigen abgerundeten grobgranulirten Kern (nl), welcher einen dunkel tingirten Nucleolus enthält. Das Sarkolemm ist ungemein fein, größtentheils ganz unsichtbar. Das beschriebene Bild des Muskelquerschnittes ist für das entsprechende Stadium ein ganz exklusives. Wenn wir andere Querschnitte derselben Faser, oder andere Fasern untersuchen, so bemerken wir in der Faser außer dem großen Myoblast noch mehrere kleine Zellen. So auf Fig. 52 sehen wir außer dem großen Myoblast (Imb) eine kleine Zelle (imb), welche in die kontraktile Substanz eingedrungen ist; auf Fig. 53 sind fünf solche Zellen, auf Fig. 54 deren vier, von denen zwei nicht in der Peripherie liegen, sondern in die kontraktile Substanz eingesunken sind; eine liegt besonders tief darin. Auf Fig. 55 und 56,

welche alle derselben Larve gehören, sehen wir noch mehr kleiner Zellen; auf Fig. 55 sind sie besonders in einem Gebiet angehäuft, wo sie eine kompakte Masse bilden, und vereinigen von einer Seite zwei nebenliegende Muskelfasern.

Es fragt sich, woher stammen diese kleinen Zellen, und was ist ihre Rolle?

Fast auf allen Schnitten sehen wir in nächster Umgebung der Muskelfasern im Blutplasma eine große Anzahl kleiner isolirter, uns schon längst bekannter indifferenter Mesodermzellen; hier und da berühren sie die Oberfläche der Muskelfasern, so auf Fig. 49 mz; einige breiten sich sogar auf der Oberfläche der Faser etwas aus, wie auf Fig. 50 und 51; auf der letzten Abbildung sehen wir noch eine andere Mesodermzelle, die die Faser nur wenig berührt. Die anliegen-den Mesodermzellen sind annähernd von gleicher Größe mit den kleinen Zellen, welche wir in der kontraktilen Substanz beobachten; die Mehrzahl der letzteren liegt an der Peripherie der Muskelfaser; endlich zeigen die anliegenden Mesodermzellen oft amöboide Form. Alle diese Umstände rufen leicht die Vermuthung hervor, dass es dieselben Zellen sind, dass die kleinen Zellen in den Muskelfasern von außen eingedrungene Mesodermzellen sind. Auf Fig. 53 sehen wir, dass die kontraktile Substanz unter einigen kleinen Zellen lange Spalten bildet, also mehr oder weniger zerstört wird. Bei Betrach-tung solcher Bilder scheint uns die Vermuthung gerechtfertigt, dass es kurz gesagt Phagocyten sind. Wie wir später sehen werden, dienen die kleinen Zellen als Ausgangspunkte für die Regeneration der alten kontraktilen Substanz, resp. Muskelfaser, während die alten Myoblaste mit ihrer kontraktilen Substanz vollständig zu Grunde gehen. Dieser Umstand macht unsere erste Vermuthung über die Herkunft der kleinen Zellen vom theoretischen Standpunkte etwas unwahrscheinlich, obschon die Myoblasten embryonal von Mesodermzellen abstam-men, und während des Larvenlebens auch eine rege Neubildung von Myoblasten, z. B. in den Extremitäten, stattfindet.

Von nun an werden wir die großen alten Myoblasten als larvale Myoblasten, larvale Muskelzellen, dagegen die kleinen Zellen als imaginale Myoblasten bezeichnen.

Einen Aufschluss über die Entstehungsweise der imaginalen Myoblasten können wir vielleicht bei der Untersuchung von Querschnitten durch Muskelfasern einer viel jüngeren Larve erhalten Dieselbe gehört leider nicht Lasius, sondern Formica (ruginodis) an. Ich zweiffe aber nicht daran, dass der Vorgang bei Lasius derselbe ist, wie bei Formica; jedenfalls sind die späteren Stadien der Muskelmetamorphose bei Formica dieselben, wie bei Lasius.

Die Mehrzahl der Querschnitte von Muskelfasern der betreffenden Formica-Larve stellt uns Bilder dar, welche dem auf Fig. 43 dargestellten ähnlich sind; wir sehen hier einen larvalen Myoblast unten links und zwei ebensolche oben rechts, oder, besser gesagt. zwei larvale Myoblastenkerne in einer gemeinschaftlichen protoplasmatischen Masse. Fast dasselbe stellt auch die Fig. 44 dar, nur befinden sich hier zwei gesonderte Stränge kontraktiler Substanz mit einer auf der Abbildung senkrecht liegenden Trennungslinie, von oben und von unten von larvalen Myoblasten zusammen umhüllt; oben sehen wir nur einen kleinen Antheil Protoplasmas (p), welches einem Myoblasten gehört, unten hat der Schnitt eine viel umfangreichere Protoplasmamasse (lmb) getroffen, welche zwei Myoblastenkerne (nl) einschließt. Solche Bilder unterscheiden sich von den oben bei der Lasius-Larve beschriebenen nicht wesentlich; die Myoblastenkerne sind hier viel kleiner und von einer rundlichen Gestalt, was wohl in dem viel jüngeren Alter der Myoblasten seine Erklärung findet. Seltener beobachten wir Querschnitte, ähnlich dem auf Fig. 45 wiedergegebenen. Wir sehen hier im gemeinschaftlichen Protoplasma mehrere Kerne, welche sich durch ihre Größe unterscheiden; zwei Kerne (nl) sind gleicher Größe wie die gewöhnlichen larvalen Myoblastenkerne; die übrigen sind viel kleiner. Da die Larve einem so jungen Alter gehört, dass an eine Metamorphose noch gar nicht zu denken ist, also man ein Eindringen von Mesodermzellen von außen jedenfalls nicht zugeben kann, so muss man alle diese Kerne als Kerne eines gemeinsamen Ursprungs ansehen; es sind alles Myoblastkerne, die sich vermehren; Theilungsfiguren habe ich leider nicht gesehen, aber die paarige Lage der vier kleineren Kerne spricht unzweideutig dafür, dass jedes Paar von einem gemeinschaftlichen Mutterkern abstammt. Auf demselben Schnitt sehen wir nun einen Vorgang, der uns, wie ich glaube, über die Entstehungsweise der imaginalen Myoblasten belehrt; wir sehen mitten in der kontraktilen Substanz einen Kern, welcher von einer geringen Menge von Protoplasma umhüllt ist; man sieht es eigentlich nur an der den übrigen Myoblasten zugekehrten Seite; von da zieht ein protoplasmatischer Faden oder eher ein Spalt zu der großen protoplasmatischen Masse, welche die Mvoblastenkerne enthält. Ich zweifle nicht daran, dass diese Zelle einen gemeinsamen Ursprung mit den übrigen Myoblasten hat und von ihrer Entstehungsstätte durch die kontraktile
Substanz zur Peripherie der anderen Seite wandert. In solcher Weise können wir uns nun die Entstehung eines imaginalen Myoblasten vorstellen.

Ich konnte hier um den Kern herum kein Protoplasma mit Sicherheit unterscheiden; in diesem Falle, sowie in vielen anderen, ist es aber schwer zu entscheiden, ob das von der Kleinheit des Objektes abhängt, oder, ob vielleicht der äußerste Umriss des Gebildes nicht den Umriss des Kernes, sondern der ganzen Zelle darstellt und der dunkle Körper innen somit dem Kern und nicht dem Kernkörperchen entspricht. Meiner Annahme nach sind die Eigenschaften, durch welche sich die larvalen Myoblasten von den imaginalen unterscheiden, die, dass die ersten, in ihrer Entstehungsstätte verbleibend, die Theilungsfähigkeit früh oder spät einbüßen und sich statt dessen nur vergrößern und kontraktile Substanz ausscheiden, wogegen die letzteren an die Peripherie der kontraktilen Substanz gelangen, sich sehr schwach vergrößern, kontraktile Substanz einstweilen nicht ausscheiden, dagegen aber eine rege Theilungsfähigkeit beibehalten, welche sich am stärksten während der Metamorphose offenhart.

Wir können uns nun fragen, welchen Grund haben wir dafür, zu behaupten, dass der Myoblast der Fig. 45 mitten in der kontraktilen Substanz nicht ein larvaler Myoblast wird, sondern ein imaginaler, dass er somit nach dem Anlangen an die Peripherie nicht gleich auswachsen wird, dass die Masse seines Protoplasmas nicht bald größer wird? Ich gestehe, dass wir in diesem speciellen Falle, wie in speciellen Fällen überhaupt, darüber nicht sicher sein können, wenn wir aber ein Eindringen von kleinen Mesodermzellen in die kontraktile Substanz der larvalen Faser nicht annehmen, so können wir uns die Entstehungsweise der imaginalen Myoblasten nur in der geschilderten Weise vorstellen.

Ich glaube nicht, dass ein Durchwandern der Myoblasten durch die kontraktile Substanz hindurch, wie wir das auf Fig. 45 sehen, eine häufige Erscheinung ist; sie können wohl auch leicht von den Seiten auf die Peripherie der kontraktilen Substanz gelangen.

Andere Querschnitte von Muskelfasern derselben Formica-Larve sind sehr denen ähnlich, welche wir schon bei der Lasius-Larve gesehen haben; auf manchen Schnitten ist die Anzahl der imaginalen Myoblasten an der Peripherie der kontraktilen Substanz der Fasern eine ziemlich beträchtliche.

Bei der weiteren Entwicklung vermehren sich die imaginalen

Myoblasten sehr energisch. Schon bei der Lasius-Larve, welche uns für die Einführung in das Studium der Muskelmetamorphose diente, beobachten wir in manchen Stellen die imaginalen Myoblasten in beträchtlicher Anzahl, so auf Fig. 55 und auf anderen Schnitten, die nicht abgebildet sind. Auf der genannten Abbildung vereinigen die imaginalen Myoblasten, wie ich das schon oben bemerkte, zwei an einander liegende Muskelfasern; es geschieht das oft auch von beiden Seiten und hier und da werden so mehrere Muskelfasern verbunden. Oft häufen sich in der Nähe auch die Mesodermzellen an. und die Versuchung ist groß, die imaginalen Myoblasten von denselben abzuleiten, eine solche Entstehungsweise halte ich aber für weniger wahrscheinlich. In solchen Fällen ist es manchmal wirklich schwer zu entscheiden, was zu den imaginalen Myoblasten, was zu den wandernden kleinen Mesodermzellen gehört. Es scheint mir, dass solche Überzüge von Mesodermzellen auch auf der Oberfläche der regenerirten Muskeln bleiben, wie z. B. auf der Fig. 65. Das Schicksal solcher Zellen kenne ich nicht.

Es ist mir nicht geglückt Theilungsfiguren imaginaler Myoblasten an der Peripherie der kontraktilen Substanz zu beobachten, wir beobachten aber hier sehr oft eine paarige Lagerung derselben oder deren Kerne in einem gemeinschaftlichen Protoplasma; so sehen wir zwei neben einander liegende imaginale Myoblasten auf Fig. 55 links und auf Fig. 56 unten; auf der letzteren Figur liegen noch zwei imaginale Myoblastenkerne links einer unter dem anderen. Aus diesen Bildern müssen wir wohl schließen, dass die imaginalen Myoblasten sich nicht nur in ihrer Entstehungsstätte, sondern auch hier, an der Peripherie der kontraktilen Substanz, vermehren.

Wie ich schon oben bemerkt habe, gehen während der Metamorphose die larvalen Myoblasten zu Grunde; jetzt will ich hinzufügen, dass das ohne jeden Angriff irgend welcher Phagocyten geschieht, sondern durch die bei den Ameisen so weit verbreitete Chromatolyse der Kerne bei einer gewöhnlichen Auflösung des Protoplasmas. Die larvale kontraktile Substanz wird ebenfalls gänzlich zerstört und von den sich vermehrenden imaginalen Myoblasten als Nahrungsmaterial verbraucht.

Die Anfänge einer Degeneration der larvalen Myoblastenkerne beobachten wir hier und da schon bei der sich unlängst eingesponnenen Larve. Während ein lebensfrischer Myoblastenkern (Fig. 48) eine abgerundete Form besitzt, bekommt ein degenerirender eine unregelmäßige eckige Gestalt und dringt in die kontraktile Substanz

459

## Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus.

ein. So sehen wir auf Fig. 54 einen larvalen Myoblastenkern, welcher in Folge des Anfanges der Degeneration im Querschnitt eine annähernd dreieckige Gestalt angenommen hat; die nackte Kante desselben dringt in die kontraktile Substanz hinein. Einen noch schärfer ausgeprägten degenerativen Zustand zeigt der larvale Kern auf Fig. 56; seine Gestalt ist hier noch unregelmäßiger, und in die kontraktile Substanz sendet er einige zugespitzte Kanten.

Wenn wir die folgenden Stadien der Larvenentwicklung untersuchen, so bemerken wir, dass die imaginalen Myoblasten sich mehr und mehr vermehren. Auf dem Stadium, auf welchem das alte Epithel des Mitteldarmes sich schon abgestreift hat, sehen wir Bilder der Muskelmetamorphose, von denen drei auf den Figg. 57, 58 und 59 wiedergegeben sind. Auf der ersten Figur, welche, wie auch die übrigen, einen Querschnitt durch eine Muskelfaser darstellt, sehen wir eine Menge imaginaler Myoblasten (imb), welche die zerstörte kontraktile Substanz der alten Faser durchdringen und theilweise eine netzförmige Anordnung zeigen; im Allgemeinen hat die kontraktile Substanz einen gelatinösen Charakter angenommen und nur in den größeren Lücken zwischen den imaginalen Myoblasten zeigen ihre weniger zerstörten Reste (cs) ein körnigfaseriges Aussehen. Offenbar wachsen und vermehren sich die imaginalen Myoblasten auf Kosten der alten kontraktilen Substanz, dieselbe wird aber scheinbar nicht, wie bei typischen Phagocyten, in Form fester Partikelchen (Sarkolyten) in die Zellen hineingenommen und verdaut, sondern die ernährenden Substanzen werden von außen in flüssigem Zustand aufgenommen. Ich glaube auch nicht, dass die Zerstörung der alten kontraktilen Substanz, wie das Absterben der larvalen Myoblasten in Folge der Lebensthätigkeit der imaginalen Myoblasten geschieht; der Tod der larvalen Myoblasten ist ein natürlicher, er ist das Resultat der durch die intensive Funktion erschöpften Lebenskräfte; das Absterben der alten Myoblasten ruft die chemische Veränderung seiner kontraktilen Substanz hervor, welche die imaginalen Myoblasten verbrauchen; sie sind kräftige Gebilde, welche durch die künftige Ausscheidung der kontraktilen Substanz noch nicht abgeschwächt sind, sie befinden sich in den günstigsten Lebensbedingungen, inmitten eines nahrhaften Substrates und vermehren sich desshalb ungemein energisch. Obschon die alte kontraktile Substanz wahrscheinlich in Folge des Absterbens der larvalen Myoblasten zu Grunde geht, so wirken die imaginalen Myoblasten auf dieselbe doch verändernd, denn auf allen drei genannten Abbildungen (Figg. 57, 58

und 59) sehen wir die Reste der kontraktilen Substanz in der nächsten Nachbarschaft der imaginalen Myoblasten viel stärker verändert, als in einiger Entfernung von denselben; in der nächsten Nachbarschaft der imaginalen Myoblasten haben die Reste der kontraktilen Substanz einen homogenen gelatinösen Zustand angenommen, wogegen sie etwas weiter von denselben unregelmäßige körnigfaserige Ballen darstellen. Nach dem oben Gesagten können wir die Ernährungsweise der imaginalen Myoblasten im Sinne Dr. W. Podwissozkr's<sup>4</sup> als Nekrophagie bezeichnen.

Ungeachtet der starken Vermehrung der imaginalen Myoblasten behalten die alten Fasern mehr oder weniger ihre frühere Form, nur werden ihre Umrisse wellenförmig; in dem Falle, dass einige Fasern durch die imaginalen Myoblasten verbunden werden, bildet sich eine gemeinschaftliche Masse.

Auf Fig. 57 sehen wir, dass der degenerirende larvale Myoblastenkern, wie das gewöhnlich geschieht, sich in die Masse der früheren Faser etwas eingesenkt hat; die Form des Kernes ist zwar eine unregelmäßige, er besitzt aber keine eckigen Fortsätze; seine Substanz zeigt ein grobkörniges spongiöses Gerüst, welches sich intensiv tingirt; das sich ebenfalls stark färbende Kernkörperchen hat ungefähr seine frühere Form beibehalten, zeigt aber im Inneren kleine öltropfenartige stark lichtbrechende Kügelchen. Der auf Fig. 58 abgebildete Querschnitt zeigt eigentlich dasselbe, nur ist die kontraktile Substanz weniger zerstört und die Anzahl der Imaginalmyoblasten geringer. Auf dem auf Fig. 59 abgebildeten Querschnitte, welcher, wie die zwei vorhergehenden, einer und derselben Larve gehört, zeigt der degenerirende larvale Myoblastenkern wieder ein neues Ausschen, er besitzt nämlich eine Anzahl gerundeter Ausschnitte; im Übrigen ist seine Struktur dieselbe.

Ich bemerkte schon, dass die alten Myöblastenkerne aus dem regenerirenden Muskel heraustreten; ob das alle thun, oder vielleicht einige auch in situ in einen flüssigen Zustand übergehen, kann ich nicht feststellen. Der Austritt der degenerirenden Kerne geschieht auf sehr verschiedenen Stufen der Degeneration; so sehen wir aut Fig. 60 die äußere Grenze eines Muskels, aus welchem der alte Kern (nl) in einem Zustand austritt, welcher sich von dem normalen sehr wenig unterscheidet. Fig. 62, welche derselben Larve entnommen ist, zeigt uns einen Theil eines Querschnittes durch einen Muskel,

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Grundzüge der allgemeinen Pathologie. 1894. (Russisch.)

461

# Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus.

aus welchem der alte Kern (nl) in einem Zustand austritt, welcher dem auf Fig. 59 abgebildeten sehr ähnlich ist. Die untere Grenze der Fig. 62 entspricht der äußeren Oberfläche des Muskels, resp. des Bündels der neuen Muskelfasern, die übrigen drei setzen sich in die übrige Muskelsubstanz fort. Was die helle Substanz betrifft, welche den austretenden Kern dieser Figur, sowie den der Fig. 60 umgiebt. so kann ich über deren Natur nichts Bestimmtes sagen. Auf anderen Muskelschnitten derselben Larve beobachten wir Kerne larvaler Myoblasten, welche noch im Inneren des in Metamorphose begriffenen Muskels die letzten Stadien ihrer Degeneration durchlaufen, bei denen nämlich das Chromatin in den für die Chromatolyse charakteristischen tropfenförmigen Zustand übergeht; so zeigt uns Fig. 61 zwei solche Kernreste, welche eine Kugelform angenommen haben, und in denen das Chromatin in Form tiefgefärbter Kügelchen verschiedener Größe vorhanden ist; der eine dieser zwei Kerne liegt rechts, ganz an der äußeren Oberfläche des Muskels, der andere, oben zwischen den jungen Muskelfasern des Muskels, welcher sich in dieser Richtung noch fortsetzt: auf derselben Abbildung beobachten wir noch einen dritten degenerirenden Kern, welcher zwischen den beiden beschriebenen liegt; auf diesem Schnitt zeigt er die Chromatinkügelchen nicht, sie befinden sich in anderen Schnitten desselben Kernes. Fig. 63, welche derselben Larve entnommen ist, stellt einen frei gewordenen Rest eines larvalen Myoblastenkernes dar, auf demselben Stadium der Degeneration, wie auf Fig. 61, welcher in der Leibeshöhlenflüssigkeit an einem Muskel liegt und aus demselben, wie ich glaube, ausgeschieden ist.

Fig. 64, 65 und 66 gehören einem viel späteren Stadium der Larvenentwicklung an, einer Puppe, welche die Gestalt einer entwickelten Ameise schon ziemlich angenommen hat, aber noch ganz weiß ist. Die Reste der larvalen Myoblastenkerne haben ein Aussehen, welches sich wenig von dem auf Fig. 61 dargestellten unterscheidet, nur haben sich die Chromatinkugeln in eine größere Anzahl kleinerer Kügelchen aufgelöst. Wir sehen somit, dass der Vorgang der Degeneration sehr langsam vor sich geht; eben so langsam geschieht auch das Austreten der Kernreste aus der Muskelmasse: wie früher, so auch jetzt, befindet sich noch eine Anzahl von Kernresten im Inneren der Muskeln. Auf Fig. 64 sehen wir einen kleinen Randtheil eines Flügelmuskels mit einem Kernrest (nl) im Inneren zwischen den Muskelbündeln. Auf Fig. 65 ist wieder ein Kernrest auf einem ähnlichen Stadium dargestellt, welcher aus dem Muskel ausgeworfen

ist und an der Oberfläche desselben liegt. Fig. 66, welche derselben Larve gehört, zeigt uns zwei Kernreste, welche sich in einer kugelförmigen Höhle im Inneren des Muskels befinden.

Bei der späteren Entwicklung der Larve beobachten wir die Kernreste der larvalen Myoblasten sowohl in den Muskeln, wie außerhalb derselben, nicht mehr, und wir müssen daraus schließen, dass sie endlich in einen flüssigen Zustand übergehen.

Wir haben damit die Histolyse der Muskeln bei den Ameisen dargestellt; es bleibt uns noch ihr Wiederaufbau - die Histogenese - zu erörtern. Wir sahen schon, dass auf einem gewissen Stadium die alte kontraktile Substanz zerstört erscheint, während die imaginalen Myoblasten deren veränderte Masse in großer Anzahl durchdringen; hier ernähren und vermehren sie sich auf Kosten derselben. Auf einem gewissen Stadium (Fig. 61) sehen wir an Stelle der alten Muskelfaser eine Masse kleiner Zellen, der imaginalen Myoblasten (imb), welche dicht an einander gehäuft sind; von den Resten der alten kontraktilen Substanz sehen wir keine Spur mehr. Die jungen imaginalen Myoblasten sind sehr kleine Gebilde, deren genaue Untersuchung große Schwierigkeiten darbietet, doch kann man bei einigen beobachten, dass sie eine Substanz ausscheiden, welche wohl die neue kontraktile Substanz ist; so, an dem Myoblast, welcher mit 1 bezeichnet ist, können wir die Grenze seines Protoplasmas von der ausgeschiedenen kontraktilen Substanz unterscheiden, welche auf der Abbildung durch eine feine Linie gekennzeichnet ist; bei 2 sehen wir, dass an den Seiten der kontraktilen Substanz zwei Myoblasten anliegen, die sie gemeinschaftlich ausscheiden. Ohne Zweifel haben auch viele andere Myoblasten neue kontraktile Substanz ausgeschieden und die auf der Abbildung hellgrau bezeichneten gerundeten Massen gehören nicht allein dem Protoplasma der Myoblasten, ich konnte aber auf dem Präparat die Grenzen des Protoplasmas und der kontraktilen Substanz in den meisten Fällen nicht unterscheiden.

Auf dem auf Fig. 62 dargestellten Schnitt, welcher einem anderen Muskel derselben Larve gehört, sehen wir die kontraktile Substanz (cs) schon merklich vergrößert; hier sehen wir, dass einige Myoblasten (imb) zusammen eine gemeinschaftliche kontraktile Faser ausscheiden; die feinere Struktur derselben ist gar nicht zu erkennen.

Fig. 64, welche einem späteren Stadium gehört, zeigt uns das nachträgliche Wachsthum der Fasern; wie aus der Abbildung zu sehen ist, betheiligt sich am Wachsthum einer Faser eine beträchtliche

Anzahl von Myoblasten; einige Myoblasten sehen wir hier auch inmitten der kontraktilen Substanz; außerdem beobachten wir eine Anzahl kleiner Zellen zwischen den Fasern; ob das auch Myoblasten sind, oder nicht, weiß ich nicht.

Was das Schicksal des alten Sarkolemms betrifft, dessen Anwesenheit bei den alten Fasern aber für mich nicht ganz zweifellos ist, so sehen wir vielleicht seine Reste in der Linie, welche auf Fig. 61 das junge Muskelbündel umgiebt.

Wenn wir uns den Rest des larvalen Myoblasten auf Fig. 64 verschwunden denken, so wird uns der Querschnitt im Allgemeinen das Bild eines definitiven Muskels darstellen. Damit beenden wir unsere Beschreibung.

Der geschilderten Art der Metamorphose unterliegen bei Lasius, so weit ich beobachten konnte, fast sämmtliche Muskeln der Larve; nur in einem Gebiet findet auch eine Phagocytose derselben vermittels der Leukocyten statt, nämlich im Petiolus; der Vorgang ist indessen von mir noch sehr ungenügend untersucht.

Was das Nervensystem betrifft, so beobachtete ich während seiner Entwicklung keine Metamorphose und halte sie für unwahrscheinlich. Das allbekannte Verwachsen der Ganglienpaare der Nervenkette gehört ja nicht zur Metamorphose im engeren Sinne.

In der Leibeshöhlenflüssigkeit oder dem Blute der jungen Larve befindet sich eine große Anzahl kleiner rundlicher indifferenter Mesodermzellen, die sich allmählich, zu verschiedener Zeit der Entwicklungsperiode in verschiedene specifische Zellenarten differenziren. Zu diesen verschiedenen Zellenarten gehören:

- 1) Myoblasten,
- 2) Zellen des Fettkörpers,
- 3) Subhypodermalzellen,
- 4) Perikardialzellen,
- 5) Drüsenzellen,
- 6) große Phagocyten,
- 7) Leukocyten.

Der Muskeln, welche ihre Ausbildung den Myoblasten verdanken, und deren Metamorphose, habe ich schon gedacht. Die Myoblasten scheiden kontraktile Substanz aus und bilden somit Muskelfasern noch während der embryonalen Periode der Entwicklung, neue Muskeln bilden sich aber auch während der nachembryonalen Periode und

sogar während der Metamorphose der larvalen Muskeln, unabhängig von denselben, z. B. in den Extremitäten, aus.

Die Zellen des Fettkörpers entwickeln sich bei der Larve sehr früh; sie bieten keine Besonderheiten dar; während der Metamorphose werden sie in geringem Maße von den »großen Phagocyten« gefressen.

Die Subhypodermalzellen beschrieb ich im Anfang der Arbeit, die Perikardialzellen bei der Beschreibung des Herzens.

Die »Drüsenzellen«, welche vielleicht den von Kowalewsky bei den Muscidenlarven beobachteten<sup>1</sup> entsprechen, und welche ich desshalb mit demselben Namen bezeichne, befinden sich bei den jungen Lasius-Larven in der Leibeshöhlenflüssigkeit zu den Seiten des Körpers, annähernd in dessen vorderer Hälfte, nur das Vorderende ausgeschlossen. Es sind sehr große Zellen, von der Größe der Fettzellen, welche frei zwischen Fettzellen und Muskeln tief unter dem Hypoderm liegen (Fig. 67 dr). Obschon sie frei sind, schwimmen sie scheinbar nicht in der Leibeshöhle herum, sondern sind mehr oder weniger gruppenweise vertheilt; jeder Gruppe der einen Seite entspricht eine der anderen; ob diese Gruppenpaare segmentweise geordnet sind, kann ich nicht bestimmt sagen, da ich Frontalschnitte nicht besitze, auf den Querschnittserien ist indess diese Frage schwer zu lösen. Die Gruppen sind mehr oder weniger in der Fläche, der seitlichen Oberfläche des Körpers parallel, ausgebreitet, wobei die äußersten Zellen der Gruppe größtentheils isolirt, die innersten auf einander gedrängt liegen; bei diesen letzteren wird die anfängliche Form der Zellen etwas gestört - oft erscheint eine Zelle in die andere wie eingepresst, wie auf der genannten Abbildung oben, manchmal wird die Berührungsfläche eine gerade. Die Drüsenzellen besitzen größtentheils eine längliche Gestalt (Fig. 68), wobei der größte Durchmesser bis ungefähr 0,15 mm lang sein kann. Das Protoplasma sieht sehr homogen aus; man kann in demselben einige Schichten unterscheiden; gewöhnlich beobachtet man zwei Schichten, wie man das bei den Drüsenzellen der Fig. 67 sieht eine dünne Schicht eines hellen und durchsichtigen Ektoplasmas und ein etwas dunkleres, auf den Präparaten stärker gefärbtes Endoplasma; die Grenze beider Schichten ist eine ziemlich scharfe; seltener aber, wie auf Fig. 68, konnte ich auf der Stelle, wo bei den übrigen Zellen das Ektoplasma in das Endoplasma übergeht, eine

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> KOWALEWSKY (87) Taf. XXVI, Fig. 2 dr.

noch durchsichtigere sehr dünne Grenzschicht wahrnehmen, obschon das auch ein künstlicher Spalt sein kann; weiter nach innen sehen wir hier ein eben solches helles durchsichtiges Protoplasma, wie das der äußersten Schicht (Ektoplasma), und nur um den Kern herum sammelt sich das dunklere Endoplasma in Gestalt einer Wolke an: man kann sich den Unterschied im Aussehen des Ektoplasmas und Endoplasmas so vorstellen, dass in dem letzteren äußerst feine Partikelchen einer mehr färbbaren Substanz vertheilt sind; gewöhnlich sind sie im ganzen Endoplasma gleichmäßig vertheilt, wie bei den Drüsenzellen der Fig. 67, in selteneren Fällen aber, vielleicht nur in Folge der Fixirung, wie auf Fig. 68, koncentriren sie sich mehr um den Kern herum; dennoch müssen sich solche Partikelchen ienseit der Grenze der Sichtbarkeit befinden, da ich sie sogar bei den stärksten Vergrößerungen nicht wahrnehmen konnte. Der große, gewöhnlich ebenfalls längliche, Kern (Fig. 68) enthält eine große Anzahl grober Körnchen unregelmäßiger Gestalt, die sich stark färben, und außerdem einen Knäuel aus einem dicken Faden, welcher wahrscheinlich aus Chromatin besteht; ob das ein einziger Faden ist, oder einige Fäden, konnte ich nicht entscheiden; auf Fig. 68 sehen wir nur drei Fadenstückchen, welche der Schnitt abgeschnitten hat.

Die Rolle der »Drüsenzellen« ist räthselhaft. Während der Metamorphose unterliegen sie einer Degeneration mit typischer Chromatolyse. Ich gebe keine Abbildungen dieses Vorganges, weil sie uns nichts Neues geben können; die Stadien der Degeneration sehen ganz so aus, wie z. B. bei den Zellen der Spinndrüsen, oder der larvalen MALPIGHI'schen Gefäße.

In der abdominalen Region der Leibeshöhle einer unlängst eingesponnenen Larve beobachtet man eine beträchtliche Anzahl zerstreuter großer amöboider Zellen, welche, wie wir das sehen werden, als große Phagocyten bezeichnet werden können; ich füge die Bezeichnung »große« hinzu, da die viel kleineren Leukocyten in gewissen Fällen auch als Phagocyten thätig sind. Die großen Phagocyten fressen die Zellen des Fettkörpers; man beobachtet sie bei jungen Larven an die Oberfläche einer Fettzelle angeheftet, oder, öfter in den Leib derselben stark eingedrungen, wobei die äußere Fläche des Phagocyten die Lage der früheren Oberfläche der Fettzelle einnimmt; dem ersten Fall entspricht die Fig. 69, wo ein Phagocyt (*Phag*) sich gleichzeitig an zwei Fettzellen (*Fz*) heftet; von den letzteren sind auf der Abbildung nur die Kontouren angedeutet; den zweiten Fall beobachten wir aut Figg. 70 und 71; au. der ersten

Zeitschrift wissensch. Zoologie. LXIV. Bd.

Abbildung ist die den Phagocyt ernährende Fettzelle Fz vollständig gezeichnet, auf der zweiten nur deren Umriss und Kern. - Das Protoplasma der großen Phagocyten ist ziemlich grobkörnig und etwas vacuolarisirt. der ziemlich große Kern - gerundet und grobkörnig spongiös. Wie wir das unten sehen werden, werden später alle Phagocyten ganz frei; sie lösen sich von den Fettzellen ab und runden sich ab; in diesem Zustand bekommen sie eine gewisse Ähnlichkeit mit den Perikardialzellen, mit welchen sie auf den ersten Blick verwechselt werden können. besonders da sie sich in der nächsten Nachbarschaft mit denselben befinden können. Bei einer ausführlicheren Untersuchung können aber diese beiden Zellenarten immer unterschieden werden. Obschon das Protoplasma einer Perikardialzelle ebenfalls etwas vacuolarisirt ist, so ist es auf den Schnitten viel durchsichtiger als das der Phagocyten, zweitens ist der Kern der Perikardialzellen viel kleiner und enthält immer ein gut wahrnehmbares Kernkörperchen, welches man bei den Phagocyten nicht beobachtet.

Wir wenden uns jetzt zur Frage nach der Entstehung der großen Phagocyten. Die Lösung dieser Frage giebt uns die Untersuchung von unlängst eingesponnenen Larven, bei welchen eine rege Entwicklung von Phagocyten stattfindet. Sie entstehen aus kleinen, dem Aussehen nach indifferenten Mesodermzellen, welche als Ausgangspunkt für so viele Zellenarten dienen. Die Umwandlung einer kleinen Mesodermzelle in einen Phagocvt geschieht immer auf der Oberfläche einer Fettzelle. Auf Fig. 72 sehen wir bei einer starken Vergrößerung alle auf einander folgende Stadien ihrer Entwicklung. Im Zwischenraum der vier Fettzellen [Fz], welche nur mittels Umrissen angedeutet sind, sehen wir vier kleine freie Mesodermzellen mz), aus welchen jede sich in einen großen Phagocvt verwandeln kann. Wenn eine solche Zelle sich an die Oberfläche einer Fettzelle anheftet, so fängt sie gleich an sich auf derselben auszubreiten. Eine solche Ausbreitung hat für den jungen Phagocyt eine größte Bedeutung, da er dabei mit der ihn ernährenden Zelle mittels einer größeren Fläche in Berührung kommt. Den Anfang dieses Vorganges stellt uns auf unserer Abbildung der Phagocyt phag.1) dar, welcher anfängt sich auf der Oberfläche der Fettzelle auszubreiten; der Phagocyt (phag.2) hat sich schon ganz in die Masse der Fettzelle eingesenkt, wobei seine Außenfläche die unmittelbare Fortsetzung der Oberfläche der Fettzelle darstellt: das nächste Stadium der Entwicklung stellt auf unserer Abbildung phag.3 dar, welcher schon

etwas größer geworden ist; phag.4 hat schon ziemlich große Dimensionen erreicht, wobei auch sein Kern ausgewachsen ist; sein Protoplasma ist deutlich körnig. Auf der Grenze zweier Fettzellen sehen wir einen Phagocyt (phag.5) mit einer Einschnürung, dessen Kern auch eine Einschnürung<sup>1</sup> zeigt; vielleicht ist somit der Phagocyt in Theilung begriffen. Mit der Zeit wachsen die Phagocyten noch mehr aus, wobei sie viele Mal ihre anfängliche Größe übertreffen; sie erreichen die gleiche Größe wie die Zellen des Fettkörpers. Die verhältnismäßig noch geringe Größe der größten Phagocyten auf Fig. 72 wird uns klar, wenn wir berücksichtigen, dass die Vergrößerung dieser Abbildung im Vergleich mit den zwei vorhergehenden eine ziemlich starke ist.

Die halbfreie Lage, in welcher sich der Phagocyt der Fig. 69 befindet, ist eine seltene Erscheinung; fast alle zeigen ein unzweideutiges Bild der Ernährung auf Kosten der Fettzellen, in welche sie sich stark einsenken; wenn ein Phagocyt in einen Zwischenraum zweier oder mehrerer Fettzellen gelangt, so ernährt er sich von ihnen allen gleichzeitig; so, auf Fig. 73, ernährt sich der Phagocyt von der großen Fettzelle links, in deren Masse er sogar einen zugespitzten Fortsatz einsendet, und zur gleichen Zeit von einer Zelle, welche rechts liegt; von dieser letzteren hat der Schnitt nur einen kleinen Abschnitt getroffen, welcher im unteren Theil des Phagocyten als ein kleines weißes Feld hervortritt.

Bei der Ernährung der Phagocyten von den Fettzellen führen sie niemals feste Nahrung in sich ein; dieselbe muss desshalb in flüssigem Zustand aufgenommen werden. In dieser Beziehung bieten sie eine gewisse Ähnlichkeit mit den imaginalen Myoblosten, welche in der verfallenden kontraktilen Substanz der alten Muskelfasern hausen; der Unterschied besteht darin, dass der während der Ernährung übrig bleibende Theil der Fettzelle scheinbar am Leben bleibt; wenigstens zeigen die Kerne der von den Phagocyten angefallenen Fettzellen kein anderes Aussehen denen der übrigen gegenüber. Im Allgemeinen geht das Verzehren der Fettzellen ungemein träge vor sich.

Auf der schon genannten Fig. 73 beobachten wir noch ein interessantes Verhalten — der Phagocyt (*phag*) hat nämlich bei seiner Anheftung an die auf der Abbildung rechte Fettzelle eine kleine Mesodermzelle (mz) bedeckt; solche Fälle geschehen sehr oft und

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Die ungleiche Größe der Kernhälften auf der Abbildung zu beiden Seiten der Einschnürung hängt von dem Umstand ab, dass die Schnittebene schief zum langen Durchmesser liegt.

manchmal bedeckt ein Phagocyt während seiner Ausbreitung einige kleine Mesodermzellen, welche sich hier zufällig auf der Oberfläche der Fettzelle befinden. Wie eine eingehende Untersuchung der Schnitte zeigt, verwandeln sich solche kleine Zellen mit der Zeit auch in Phagocyten; so, auf Fig. 75, beobachten wir unter dem großen in Theilung (?) begriffenen Phagocyten (*phag*) einen jungen Phagocyten (*phag. x*), welcher unzweifelhaft aus einer eben solchen kleinen Mesodermzelle hervorgegangen ist, wie wir auf der vorigen Figur sahen. Auf derselben Fig. 75 beobachten wir oben einen kleinen Kern (*phag. xx*), welcher wahrscheinlich auch zu einem jungen Phagocyten gehört; die Grenze seines Protoplasmas und der des großen alten Phagocyten konnte ich leider nicht wahrnehmen.

Wir haben schon zwei Phagocyten gesehen, deren Kern eingeschnürt erscheint (Figg. 72 und 75) und somit scheinbar auf eine amitotische Theilung hindeutet. Bestimmt kann ich in diesen zwei Fällen eine Theilung nicht annehmen, da in beiden Fällen der Phagocyt sich gleichzeitig von zwei Fettzellen ernährt und somit die Form des Kernes, welcher in den physiologischen Processen eine so wichtige Bedeutung hat, durch diesen Umstand bedingt sein kann; in beiden Fällen befindet sich die Einschnürung des Kernes genau auf der Grenze der zwei Fettzellen; wahrscheinlicher scheint es mir, dass eine Theilung vorhanden ist, da im ersten Falle (Fig. 72 phag.5) nicht nur der Kern, sondern auch der Zellleib eine Einschnürung zeigt. Dass die Phagocyten sich wirklich theilen, sehen wir aus Fig. 74, wo ein Phagocyt mit zwei Kernen zu sehen ist. Die Theilung der Phagocyten muss sehr selten geschehen, denn außer den zwei genannten Fällen, wo eine solche wahrscheinlich ist, beobachtete ich nur einen einzigen Phagocyten mit zwei Kernen. Die vorhandenen Phagocyten entstehen somit wahrscheinlich größtentheils direkt aus kleinen freien Mesodermzellen.

Ein eben solches Bild der Ernährung der Phagocyten von den Zellen des Fettkörpers, welches wir für die unlängst eingesponnene Larve beschrieben haben, beobachten wir auch bei den nächsten folgenden Stadien. Die allgemeine Zahl der Phagocyten wird wenig größer und sie befinden sich auch jetzt fast ausschließlich in der abdominalen Region. Was das gesammte Resultat der Lebensthätigkeit der großen Phagocyten betrifft, so erscheint es ziemlich unbedeutend. Wenn wir nicht wüssten, dass Zellen des Fettkörpers wirklich aufgefressen werden, so möchten wir die Abnahme ihrer Anzahl nicht bemerken.

Endlich erlischt die Thätigkeit der Phagocyten gänzlich und bei einer noch weißen Puppe trennen sie sich ganz von den Fettzellen ab und bekommen eine rundliche Form, wie das auf Fig. 76 dargestellt ist. Bald fängt ihre Degeneration an, wobei der Kern ein fetzenartiges Aussehen bekommt, das Protoplasma sehr locker wird und sich in demselben allmählich eine große Anzahl besonderer Kügelchen ausscheidet. Dieselben sind verschiedener Größe, bis ca.  $3 \mu$  im Durchmesser, von einer annähernd gerundeten Form, äußerst stark lichtbrechend und besitzen eine koncentrisch geschichtete Struktur. Über die vermeintliche chemische Natur dieser Kügelchen kann ich nichts Bestimmtes sagen. Leider konnte ich bis jetzt einige mikrochemische Reaktionen nur an Schnitten vornehmen, welche in Kanadabalsam eingeschlossen waren, wozu ich den Balsam in Xylol auflöste, da ich rohes fixirtes Material nicht mehr besitze. An solchen Präparaten konnte ich beobachten, dass die Kügelchen in Wasser aufquellen und ihr stark lichtbrechendes Aussehen verlieren; dasselbe geschieht auch in verdünnter Essigsäure, wobei sie aber auch nach dem nachträglichen neuen Einschließen in Kanadabalsam nicht mehr lichtbrechend aussehen; Jod färbt sie nicht, wie auch Farben, welche ich für die Färbung der Schnitte benutzte. Mit der Zeit wird das Protoplasma der Phagocyten noch mehr locker und seine Stelle wird fast ausschließlich von den beschriebenen Kügelchen eingenommen (Fig. 77). Später verschwinden die Phagocyten mit ihren Kügelchen gänzlich, wobei sie sich wahrscheinlich im Blute auflösen.

Wie gering die Masse des Fettkörpers sei, welche durch die Thätigkeit der Phagocyten weggeschafft wird, so muss dieser Vorgang für den Organismus doch eine gewisse Bedeutung haben. Wenn wir uns fragen, worin diese besteht, so scheint die Antwort die wahrscheinlichste zu sein, dass damit erstens ein gewisser Raum für die auswachsenden Organe, besonders die Genitalorgane, freigemacht wird, denn die Phagocytose geschieht größtentheils im abdominalen Abschnitt des Körpers, und dass zweitens dabei Nährstoffe in flüssigen Zustand übergeführt werden, welche für die sich entwickelnden Organe nöthig sind.

Die Leukocyten, welche auch aus kleinen wandernden Mesodermzellen hervorgehen, sind kleine amöboide Zellen mit im ruhenden Zustand kugeligem Körper von ca. 24  $\mu$  im Durchmesser; ihr Protoplasma ist sehr fein und durchsichtig, der Kern kugelförmig, körnig. Ich bemerkte schon, dass sie auch als Phagocyten thätig sind, nämlich im Petiolus, wo sie am Zerstören der Muskeln Theil nehmen;

der Vorgang ist aber von mir sehr ungenügend untersucht. Manchmal beobachtete ich Leukocyten, welche auf der Oberfläche der Fettzellen amöboid ausgebreitet waren, so dass auch hier ihre Thätigkeit als Phagocyten nicht ausgeschlossen ist.

Ich habe die Darstellung meiner Untersuchungen zum Ende gebracht. - Wir sahen, welch' eine unbedeutende Rolle bei den Ameisen während der Metamorphose die Phagocytose spielt und wie stark im Gegentheil bei denselben die selbständige Degeneration der Organe ausgeprägt ist. In dieser Hinsicht steht die Metamorphose bei den Ameisen in schroffem Gegensatz zu der bei den Fliegen. Diese zwei Arten der Metamorphose: die Metamorphose ohne Phagocyten und die mit Thätigkeit derselben, können wir nach KOROTNEFF als chemische und mechanische bezeichnen. In der starken Unterdrückung des zweiten Modus der Beseitigung der Organe und Organtheile bietet die Metamorphose der Ameisen eine gewisse Ähnlichkeit mit der Metamorphose der Motte (KOROTNEFF) und der des Tenebrio (RENGEL), so weit dieselbe bei den genannten Insekten bekannt ist. Ich bin mit den zwei letztgenannten Forschern darin vollständig einig, dass die Art der Metamorphose von der Dauer derselben abhängt; bei den Fliegen dauert sie kaum einige Tage, bei der Motte (nach KOROTNEFF) mehr als zwei Wochen, bei Tenebrio einige Wochen, je nach der Temperatur<sup>1</sup>, bei den Ameisen noch länger, so dauert bei Lasius flavus die Metamorphose je nach der Witterung und der Gegend von den warmen Frühlingstagen bis Anfang Juni und später. »Im ersten Falle (bei der Fliege) muss der Raum zu einer . Rekonstruktion so schnell als möglich frei werden, anders gesagt, es müssen die alten abgeschwächten Organe rasch verschwinden«, was bei den anderen genannten Insekten gar nicht nöthig erscheint. »Der natürliche Process, eine allmähliche Degeneration, ist ein lange dauernder Process, der bei der Fliege nicht anwendbar ist; es muss eo ipso etwas mehr Aktives vorkommen: so entsteht das barbarische Auffressen der Gewebe durch die Leukocyten. Diese zwei verschiedenen Erscheinungen sind zu vergleichen mit dem was pathologisch im Köper vorkommt und einerseits als akuter und andererseits als chronischer Process anzusehen ist. Beim akuten, wo eine Entzündung vorkommt, spielen die Leukocyten eine bedeutende Rolle: sie verhindern die Entstehung oder die weitere Entwicklung eines nekrotischen Processes. Bei einem chronischen Processe, wo diese

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Von 18 bis 56 Tagen (RENGEL).

Gefahr keinen Platz hat, kann die Resorption des überflüssigen Gewebes in einer chemischen Weise geschehen, ohne jeden Antheil der Leukoeyten<sup>1</sup>.«

Kiew, Januar 1898.

# Nachschrift.

Als meine Arbeit schon fast niedergeschrieben war, erhielt ich die einschlägige Untersuchung von Dr. ALBIN MÖBUSZ »Über den Darmkanal der Anthrenus-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration« (Arch. f. Naturgesch., 63. Jahrg., I. Bd., 2. Hft.), in welcher der genannte Autor unter Anderem die von ihm bei der Anthrenus-Larve während deren Häutung, noch vor der Puppenbildung, entdeckte, interessante vollständige Regeneration des Mitteldarmepithels beschreibt. Es ist dem genannten Forscher nicht geglückt in seinem Untersuchungsmaterial, welches für einen anderen Zweck fixirt wurde, die frühesten Stadien der Epithelregeneration aufzufinden, die von ihm beobachteten Bilder stimmen aber vollständig mit dem überein, was für die Tenebrio-Larven (RENGEL) während der Puppenbildung bekannt ist und der Verfasser vermuthet, dass der Vorgang von Anfang an so wie bei Tenebrio vor sich geht.

In einem unwesentlichen Punkte besteht zwischen meiner Arbeit und der von Dr. A. Möbusz ein scheinbarer Widerspruch: der letztgenannte Forscher zählt den Proventriculus der Anthrenus-Larve dem Vorderdarme zu, während ich den Proventriculus der Ameisenlarven dem Mitteldarme zuzähle; der Widerspruch entsteht dadurch, dass wir beide unter »Proventriculus« morphologisch verschiedene Darmabschnitte bezeichnen. Nach der Untersuchung von KowALEWSKY (87) über die Museidenmetamorphose bezeichnete ich, wie ich seine Bezeichnung verstand, als Proventriculus den vordersten verjüngten Abschnitt des Mitteldarmes, welcher die eingestülpte Ringfalte des Vorderdarmes beherbergt und bei den Museiden durch eine Einschnürung abgetrennt ist, A. Möbusz bezeichnet aber bei der Anthrenus-Larve mit diesem Namen einen erweiterten Abschnitt, welcher unzweifelhaft dem Vorderdarme angehört und später in den Kaumagen übergeht.

Ich gestehe, dass die Bezeichnung Möbusz', welcher sich auch Nassonow bedient, vorzuziehen ist.

Bei der Anthrenus-Larve kommt ein gesonderter Vorderabschnitt

<sup>1</sup> KOROTNEFF (92) p. 265.

des Mitteldarmes gar nicht zur Ausbildung, obschon sich hier auch eine kleine Ringfalte von Seiten des Vorderdarmes (Ösophagealklappe nach A. Möbusz) in die Mitteldarmhöhle einstülpt; eine solche wird von verschiedenen Forschern auch für andere Insekten beschrieben.

In Bezug der Fixirungsmethode bemerke ich, dass A. Möbusz auch das heiße Wasser benutzte, mit nachträglichem Einlegen in eine koncentrirte Sublimatlösung und Alkohol.

Litteratur über die nachembryonale Entwicklung der Insekten<sup>1</sup>.

- 1735. JAN SWAMMERDAM, Bijbel der Natuure. 1737. Die deutsche Übersetzung derselben: Bibel der Natur. Leipzig 1752.
- 1864. A. WEISMANN, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Diese Zeitschr. Bd. XIV. 1864.
- 1866. Derselbe, Die Metamorphose von Corethra plumicornis. Diese Zeitschr. Bd. XVI. 1866.
- 1870. B. THOMPSON LOWNE, Anatomy of the Blow-Fly. London 1870.
- 1872. ULJANIN, Bemerkungen über die postembryonale Entwicklung der Biene (russisch). Nachrichten der k. Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaft, Anthropologie und Ethnographie. Moskau. Bd. X. Lief. 1. 1872.
- 1874. PACKARD, On the transformations of the common house fly with notes on other forms. Proceed. of the Boston Soc. of Natur. Hist. Vol. XVI. 1874.
- 1874. L. AUERBACH, Organologische Studien. I. Heft. 1874.
- 1875. KÜNCKEL D'HERCULAIS, Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris 1875.
- 1875. CHUN, Über den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insekten. 1875.
- 1876. P. MAYER, Über Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Jenaische Zeitschr. 1876.
- 1876. M. GANIN, Materialien zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Insekten (russisch). Arbeiten der V. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte in Warschau. Warschau 1876. (Referat von HOYER in: Jahresber. d. Anat. u. Phys. von HOFFMANN und SCHWALBE. Bd. V. 1876 und in dieser Zeitschr. Bd. XXVIII. 1877).
- 1878. DEWITZ, Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Gliedmaßenbildung bei den Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXX. Suppl. 1887.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Es sind nur solche Arbeiten angeführt, welche die histologischen Vorgänge mehr oder weniger behandeln.

- 1882. VIALLANES, Recherches sur l'histologie des insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement postembryonnaire de ces animaux. Annales d. Sciences Natur. Zool. (Série 6). Vol. XIV. 1882.
- 1885. KOWALEWSKY, Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zoolog. Anz. Bd. VIII. 1885.
- 1885. J. VAN REES, Over de post-embryonale ontwikkeling van Musca vomitoria. Maandblad voor Natuurwetenschapen. Juli 1885.
- 1886. FRENZEL, Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.
- 1886. N. NASSONOW, Zur postembryonalen Entwicklung der Ameise Lasius flavus. Vorläufige Mittheilung (russisch). Sitzungsber. d. zoolog. Abth. d. Gesellsch. d. Freunde d. Naturwiss. Bd. I. Moskau 1886 und zugleich in: Nachr. d. Gesellsch. d. Naturwiss., Anthropol. u. Ethnogr. Bd. L. Moskau 1887.
- 1887. KOWALEWSKY, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. I. Theil. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.
- 1889. J. VAN REES, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria. Zool. Jahrb. von Spengel. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. III. 1889.
- 1890. B. THOMPSON LOWNE, Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blow-Fly. London 1890.
- 1892. KOROTNEFF, Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. Biol. Centralbl. Bd. XII. 1892.
- 1896. RENGEL, Über die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
- 1897. W. KARAWAIEW, Vorläufige Mittheilung über die innere Metamorphose bei Ameisen. Zool. Anz. Nr. 543. 1897.
- 1897. ALBIN MÖBUSZ, Über den Darmkanal der Anthrenus-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. Naturgeschichte. 63. Jahrg. Bd. I. 2. Heft. 1897.

# Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

ch, Chitin;	hy, Hypoderm;
cs, kontraktile Muskelsubstanz;	i, Intima;
cy, Cyste;	imb, imaginale Myoblaste (imaginale
dk, Dickdarm;	Muskelzellen;
dn, Dünndarm;	k, Kaumagen;
ec, Ektoderm;	kz, Kryptenzellen;
en, Entoderm;	lmb, larvale Myoblasten larvale Muskel-
enim. imaginales Entoderm, imaginale	zellen;
Entodermzellen;	Md, Mitteldarm;
enl. larvales Entoderm;	me, Mesoderm, Mesodermzellen;
f, Fett;	Mpim, imaginale MALPIGHI'sche Ge-
Fz, Zellen des Fettkörpers;	fäße;
Hd, Hinterdarm;	Mpl, larvale MALPIGHI'sche Gefäße;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

W. Karawaiew,

mz, Mesodermzellen;

ni, imaginale Myoblastenkerne (imaginale Muskelkerne); p. Protoplasma;
Phag, große Phagocyten;
Pr, Proventriculus;
r. Enddarm Rectum);
sh, Subhypodermalzellen;

nl, larvale Myoblastenkerne (larvale Muskelkerne);

Vd, Vorderdarm.

# Tafel IX-XII.

Alle Abbildungen, wo es nicht speciell angegeben ist, beziehen sich auf  ${\tt C}$  Larven von Lasius flavus.

Fig. 1-3. Theile von Querschnitten durch die Seitenabschnitte des Hypoderms aus der Abdominalregion einer Larve mit eben eingestülpten Bein- und Flügelanlagen. *sh*, Subhypodermalzellen und deren Anhäufungen. ZEISS, Apochr. 3 mm, C. Oc. VI.

Fig. 1. Aus der vorderen Verbreitungsgrenze der Subhypodermalzellen. me, noch fast indifferente Mesodermzellen, welche anfangen sich in Subhypodermalzellen (sh) umzuwandeln.

Fig. 2. Aus der mittleren Abdominalregion. *x*, Übergangsstelle des verdickten Hypoderms in das nicht verdickte.

Fig. 3. Auch aus der mittleren Abdominalregion; der Schnitt liegt unweit vom vorigen. me, indifferente Mesodermzellen.

Fig. 4 und 5. Theile von Querschnitten durch die Seitentheile des Hypoderms aus der mittleren Abdominalregion einer etwas älteren Larve; die Subhypodermalzellen (sh) und deren Anhäufungen haben sich vergrößert. ZEISS. Apochr. 3 mm, C. Oc. VI.

Fig. 6-10. Querschnitte durch den Darmkanal einer eben eingesponnenen Larve.

Fig. 6. Querschnitt durch den Vorderabschnitt des Mitteldarmes in der Gegend des Überganges des Proventriculus<sup>1</sup> in den übrigen Theil des Mitteldarmes. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 7. Querschnitt aus dem mittleren Theile des Mitteldarmes. ZEISS. Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 8. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Hinterdarmes (Dünndarm). ZEISS, Apochr. 8 mm, C, Oc. XII.

Fig. 9. Querschnitt durch den mittleren Abschnitt des Hinterdarmes (Dickdarm). 214/1.

Fig. 10. Querschnitt aus derselben Serie. Übergang des Dickdarmes in den Enddarm (Rectum). 214/1.

Fig. 11. Theil eines Medianschnittes durch den Darmkanal einer eben eingesponnenen Larve. Übergang des Vorderdarmes in den Mitteldarm; die Intima ist nicht abgebildet. 212/1.

Fig. 12. Umrissabbildung des larvalen Epithels des Mitteldarmes derselben Larve bei Flächenansicht. Schwache Vergrößerung.

Fig. 13. Flächenschnitt der Mitteldarmwand derselben Larve. Der Pfeil zeigt die Richtung des langen Durchmessers des Darmes. Die Imaginalzellen des Epithels (enim) gut sichtbar; die Kontouren der larvalen Epithelzellen auch schwach angedeutet; die Kerne der letzteren sind außerhalb des Schnittes. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. IV.

<sup>1</sup> Bezüglich der Bezeichnung »Proventriculus« siehe die »Nachschrift«.

Fig. 14. Medianschnitt durch den Übergang des Vorderdarmes in den Mitteldarm einer sehr jungen Arbeiterlarve von Lasius, vor der Bildung des Kokons.

Fig. 15. Querschnitt durch den Mitteldarm einer jungen noch nicht eingesponnenen Arbeiterlarve von Formica rufibarbis. Die Grenzen der larvalen Epithelzellen sind nicht sichtbar. n, deren Kerne; cy, Cyste; f, Fett mit Osmium schwarz gefärbt; va, Vacuolen. 70/1.

Fig. 16. Querschnitt durch den Mitteldarm einer eben eingesponnenen (?)Q Larve von Formica rufibarbis. Der Inhalt des Darmes ist schematisch angedeutet. 70/1.

Fig. 17. Medianschnitt durch den Hinterabschnitt des Mitteldarmes und den Hinterdarm einer eben eingesponnenen Larve. Theil desselben Schnittes, welchem auch Fig. 11 entnommen ist; a, Anus. 77/1.

Fig. 18. Theil eines Medianschnittes durch den Dünndarm einer eben eingesponnenen Larve, aus derselben Serie, welcher Fig. 17 gehört. Anlage eines imaginalen MALPIGHI'schen Gefäßes (Mpim), welches von einer dicken Schicht mesodermaler Zellen (*me*) bedeckt ist; links eine Schicht großer Zellen. welche zu der vorderen, an den Mitteldarm angewachsenen Wand des Hinterdarmes gehört, und aus welcher die larvalen MALPIGHI'schen Gefäße herauswachsen (s. Fig. 17); unten rechts Theil der Seitenwand des Dünndarmes. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 19-25. Theile von Querschnitten durch die Mitteldarmwand einer eben eingesponnenen Larve. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 19. Theil eines Querschnittes durch die Mitteldarmwand, ohne Zellen des imaginalen Epithels; x bezeichnet die Grenze zwischen zwei Epithelzellen.

Fig. 20. Dasselbe. me, indifferente Mesodermzelle auf der Oberfläche des Mitteldarmes; x, Grenze zweier larvaler Epithelzellen.

Fig. 21. Dasselbe. Auf der Abbildung ist nur ein kleiner Theil der larvalen Epithelzelle dargestellt, welche in der Peripherie eine kleine Zelle des Imaginalepithels (*enim*) einschließt.

Fig. 22. Dasselbe. x, Grenze zweier larvaler Epithelzellen; in der rechten Zelle eine junge Imaginalzelle (enim).

Fig. 23. Dasselbe. Theil einer larvalen Epithelzelle mit einer ziemlich großen Imaginalzelle (enim) im Innern.

Fig. 24. Dasselbe. Eine große und eine Gruppe kleiner Imaginalzellen.

Fig. 25. Dasselbe. Eine Gruppe ziemlich großer Imaginalzellen. n, Kern der larvalen Epithelzelle.

Fig. 26. Medianschnitt durch den hinteren Abschnitt des Vorderdarmes und den vorderen Abschnitt des Mitteldarmes einer Larve einige Zeit nach der Bildung des Kokons. 218/1.

Fig. 27. Querschnitt durch die Einschnürung des hinteren Abschnittes des Vorderdarmes einer Larve desselben Alters wie die der Fig. 26. x, reducirtes Darmlumen. 611/1.

Fig. 28. Medianschnitt durch den Hinterabschnitt des Vorderdarmes und den Vorderabschnitt des Mitteldarmes einer etwas älteren Larve als die, welcher Fig. 26 angehört. Der Vorderdarm ist mit Unterbrechungen dargestellt, deren Länge auf der Abbildung angegeben ist; die Ziffern bedeuten die Centimeter; kz, Kryptenzellen. 218/1.

Fig. 29. Halbschematischer Medianschnitt durch die hintere Hälfte des Vorderdarmes und den Mitteldarm einer etwas älteren Larve als die der vorhergehenden Figur; die mesodermale Schicht ist schematisch mehr dunkelgrau dargestellt. Schwache Vergr.

Fig. 30. Theil des vorigen Medianschnittes bei stärkerer Vergrößerung. Übergang des Vorderdarmes (links) in den Mitteldarm (rechts); im Vorderende der Mitteldarmhöhle sind die Reste des Proventriculus (pz) sichtbar; kz, Kryptenzellen. 218/1.

Fig. 31. Theil desselben Medianschnittes; aus dem hinteren Theile des Mitteldarmes (s. Fig. 29). kz, Kryptenzellen. 218/1.

Fig. 32. Theil eines Querschnittes durch den erweiterten Abschnitt des Mitteldarmes einer Larve etwas jünger als die der Fig. 26. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 33. Hälfte eines Querschnittes durch den Mitteldarm einer Larve, älter als die der Fig. 26 und jünger als die der Fig. 28. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 34. Querschnitt durch den Dickdarm einer Larve bald nach der Bildung des Kokons. Übergang in den Enddarm. Die großzelligen Lamellen (hl)degeneriren, die kleinzelligen (him) wachsen in die Breite und ersetzen die großzelligen; der breite Abschnitt der dünnen Wand (r) gehört größtentheils dem Enddarm. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. VI.

Fig. 35. Schnitt durch die degenerirenden Reste (hl) einer großzelligen Lamelle des Dickdarmes einer weißen Puppe; die Schnittebene geht in der Längsrichtung zum Darme. him, die in die Breite ausgewachsenen kleinzelligen Lamellen; me, Mesodermzellen. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 36. Querschnitt durch ein normales larvales MALPIGHI'sches Gefäß einer jungen Larve. *i*, Intima. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 37. Schnitt durch eine degenerirende abgelöste Zelle eines larvalen MALPIGHI'schen Gefäßes. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 38. Schnitt durch einen noch weiter auf dem Wege der Degeneration gegangenen Rest einer Zelle eines larvalen MALPIGHI'schen Gefäßes derselben Larve. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 39. Querschnitt durch einen Seitenast der Spinndrüse einer eben eingesponnenen Larve, etwas hinter der Verzweigungsstelle auf die zwei Äste; die Granulation innen entspricht dem Sekret der Drüse. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. VI.

Fig. 40. Querschnitt durch einen Seitenast der Spinndrüse derselben Larve; der Schnitt entspricht nach seiner Lage annähernd der Mitte der zwei Abbildungen der Textfig. 15. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. VI.

Fig. 41. Querschnitt durch einen Ast einer degenerirenden Spinndrüse derselben Larve, welcher Fig. 33 gehört. ZEISS, Apochr. 3 mm, C. Oc. VI.

Fig. 42. Letztes Stadium der Degeneration einer Spinndrüse. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 43-46. Querschnitte larvaler Muskelfasern einer jungen Q Larve von Formica ruginodis, lange Zeit vor der Bildung des Kokons. ZEISS, Apochr. 3 mm, C. Oc. XII.

Fig. 43. Larvale Muskelfaser mit drei larvalen Myoblasten (*lmb*), von denen zwei (oben rechts) von einander nicht getrennt sind, deren zwei Kerne sich also in einer gemeinschaftlichen Protoplasmamasse befinden.

Fig. 44. Zwei Stränge kontraktiler Substanz (es) von larvalen Myoblasten von zwei Seiten (oben und unten) gleichartig umhüllt.

Fig. 45. Entstehungsweise der imaginalen Myoblasten; wir sehen einen

solchen mitten in der kontraktilen Substanz, welcher sich von den übrigen getrennt hat und zur Peripherie der anderen Seite wandert.

Fig. 46. Ein imaginaler Myoblast (*imb*), welcher die kontraktile Substanz schon durchwandert hat und in deren Peripherie stehen geblieben ist.

Fig. 48-56. Querschnitte durch Muskelfasern einer eben eingesponnenen Q Lasius-Larve. ZEISS, Apochr. 3 mm, C. Oc. XII.

Fig. 48. Die kontraktile Substanz (cs) wird von oben vom larvalen Myoblast (lmb) umhüllt.

Fig. 49. Larvale Muskelfaser mit anliegenden indifferenten Mesodermzellen (mz).

Fig. 50. Larvale Muskelfaser mit sich auf der Oberfläche derselben ausbreitender indifferenter Mesodermzelle (*mz*).

Fig. 51. Larvale Muskelfaser mit zwei anliegenden indifferenten Mesodermzellen (*mz*), von denen die linke die Oberfläche der Faser (deren larvalen Myoblast) nur schwach berührt, die andere sich auf derselben ausbreitet.

Fig. 52. In der Peripherie der kontraktilen Substanz des larvalen Myoblasten befindet sich ein kleiner imaginaler Myoblast (*imb*); *mz*, eine anliegende indifferente Mesodermzelle.

Fig. 53. In der kontraktilen Substanz des larvalen Myoblasten befinden sich fünf imaginale Myoblaste (imb); p, das Protoplasma des larvalen Myoblasten.

Fig. 54. In der kontraktilen Substanz liegen vier imaginale Myoblasten (imb), zwei in der Peripherie, zwei in dieselbe ganz eingesunken; mz, anliegende indifferente Mesodermzelle.

Fig. 55. Zwei Muskelfasern (eigentlich deren kontraktile Substanz cs), von einer soliden Masse imaginaler Myoblasten vereinigt.

Fig. 56. Larvale Muskelfaser mit imaginalen Myoblasten (*imb*); *lmb*, larvaler Myoblast mit degenerirendem Kerne; *mz*, anliegende indifferente Mesodermzelle; die Grenze der zwei imaginalen Myoblasten rechts oben konnte ich nicht wahrnehmen.

Fig. 57, 58 und 59. Querschnitte von Muskelfasern, in Metamorphose begriffen; alle Schnitte gehören derselben Serie, welcher auch Fig. 33 entnommen ist; *nl*, degenerirende Myoblastenkerne; *imb*, sich vermehrende imaginale Myoblaste. ZEISS, Apochr. 3 mm, C. Oc. XII.

Fig. 60-63 gehören einer etwas älteren Larve als die drei vorhergehenden an. ZEISS, Apochr. 3 mm, C. Oc. XII.

Fig. 60. Peripherischer Abschnitt eines Querschnittes durch einen regenerirenden Muskel. Austritt des larvalen Myoblastenkernes (*nl*), welcher sich wenig vom normalen Zustand unterscheidet.

Fig. 61. Theil eines Querschnittes durch einen regenerirenden Muskel; die seitlich untere Bogenlinie entspricht der äußeren Oberfläche des Muskels; oben muss der Muskel in Gedanken fortgesetzt werden; drei larvale Myoblastenkerne (nl) im Zustand der Chromatolyse; die imaginalen Myoblasten (imb) scheiden neue kontraktile Substanz (cs) aus.

Fig. 62. Theil eines Querschnittes durch einen regenerirenden Muskel; nur die untere Linie entspricht der äußeren Oberfläche desselben; nl, austretender degenerirender larvaler Myoblastenkern; die imaginalen Myoblasten (imb)haben im Vergleich mit Fig. 61 viel mehr kontraktiler Substanz (cs) ausgeschieden.

Fig. 63. Frei an einem Muskel liegender Kernrest im Zustand der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

478 W. Karawaiew, Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus.

Chromatolyse, welchen ich als einen aus einem Muskel ausgetretenen Rest eines larvalen Myoblastenkernes halte.

Fig. 64, 65 und 66. Querschnitte von Muskeln einer im Vergleich mit Fig. 60-63 noch älteren Larve.

Fig. 64. Querschnitt durch den Rand eines Flügelmuskels; zwischen den fast fertigen Muskelfasern ein Rest eines larvalen Myoblastenkernes (nl). 475/1.

Fig. 65. Rand eines Muskels mit ausgetretenem Rest eines larvalen Myoblastenkernes (*nl*). ZEISS, Apochr. 3 mm, C. Oc. XII.

Fig. 66. Reste zweier larvaler Myoblastenkerne in einer gemeinsamen Höhle im Muskel. ZEISS, Apochr. 3 mm, C. Oc. XII.

Fig. 67. Seitlicher Theil eines Querschnittes durch eine unlängst eingesponnene Larve; ch, Chitin; hy, Hypoderm; Fz, Fettzellen; dz, Drüsenzellen. 125/1.

Fig. 68. Eine einzelne Drüsenzelle derselben Larve. 320/1.

Fig. 69-75 gehören einer unlängst eingesponnenen Larve an.

Fig. 69. Ein großer Phagocyt (*Phag*) an zwei Fettzellen (Fz) gleichzeitig angeheftet; von den Fettzellen sind nur die Kontouren angedeutet. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. VI.

Fig. 70. Großer Phagocyt (*Phag*), welcher eine Fettzelle (*Fz*) frisst. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. VI.

Fig. 71. Dasselbe, bei der Fettzelle ist nur der Umriss und der Kern gezeichnet. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. VI.

Fig. 72. Mesodermzellen (*mz*, welche sich allmählich in große Phagocyten (*Phag*) umwandeln. *Phag.1—5*, auf einander folgende Stadien von deren Entwicklung. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 73. Ein großer Phagocyt (*Phag*), welcher sich gleichzeitig an zwei Fettzellen (*Fz*) angeheftet hat und dabei eine kleine Mesodermzelle (*mz*) bedeckt; links sendet der Phagocyt einen zugespitzten Fortsatz in die Masse der Fettzelle hinein. Die Fettzellen sind nur mittels Umrissen angedeutet; von der rechten Fettzelle hat der Schnitt nur ein kleines Stück getroffen, welches auf der Abbildung als ein kleines weißes Feld unter dem Phagocyt zu sehen ist. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. VI.

Fig. 74. Ein großer Phagocyt mit zwei Kernen, in Theilung begriffen. Fz, Umriss einer anliegenden Fettzelle; Hd, Wand des anliegenden Hinterdarmes (schematisch). ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.

Fig. 75. Ein großer alter Phagocyt (*Phag*), unter welchem sich ein junger *Phag.x*) aus einer kleinen Mesodermzelle entwickelt. *Fz*, Grenzen anliegender Fettzellen; der alte Phagocyt hat eine längliche Gestalt und ernährt sich gleichzeitig von zwei Fettzellen; sein Kern zeigt eine starke Einschnürung, was wahrscheinlich auf eine Theilung desselben hindeutet; oben ist ein kleiner Kern *Phag.xx*) zu sehen, welcher wahrscheinlich einem ebenfalls jungen Phagocyten gehört; die Grenze seines Protoplasmas und die des alten Phagocyten konnte ich leider nicht wahrnehmen; *mz*, eine kleine Mesodermzelle, aus welcher ein Phagocyt hervorgehen kann; *Phag.xxx*, ein sehr junger Phagocyt. ZEISS, Apochr. 3 mm, C. Oc. XII.

Fig. 76. Ein von den Fettzellen abgetrennter degenerirender Phagocyt einer weißen Lasius-Puppe. Ca. 200/1.

Fig. 77. Ein Phagocyt einer im Vergleich mit Fig. 76 noch älteren Puppe, im höchsten Grade der Degeneration; die Stelle des früheren Protoplasmas ist fast gänzlich von einer Menge kleiner lichtbrechender Kügelchen ausgefüllt. ZEISS, Apochr. 8 mm, C. Oc. XII.



ann, Leinzig.

The Instant Warr of the contraction in



The Anne Block Alberto and Services

# Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXIV.





Leipera.

In Acres Hours & Winger Some Come 1

-enim

... enim

enim

A. A.

19.

4

77

20. me

me

27.

İcz. 51.

kz

kz.

kz.



enim

enim

euim

me

ck-----

сij

26.

me

va

me

cil

Mpim



me

21.

eņim

-

me me me

m

'n 1.15 Anst. & Wernet & Winten Frankfurt M

enim

Tal.X.

<u>2</u>.9.

k

18.

enim

Mpl

enim chl

17.

Md

Mpun

eitschrift f.wiss. Zoologie Bd. LXIV.





# Zeitschrift Liwiss. Zoologie Bd. LXIV.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.a

Taf. XII.



Leinz 17

1 Salada - Carlon - Carlon

# Zeitschrift f.wiss. Zoologie Bd. LAW





Reitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXTV.

